1938 N 2

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ
МАТЕМАТИЧЕСКИХ
И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

CLASSE DES SCIENCES
MATHÉMATIQUES
ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА MOSCOU

ИЗВЕСТИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 2

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва ★ 1938

Ответственный редактор — академик-секретарь
Отделения математических и естественных наук
акад. А. Е. Ферсман

Редакционная коллегия — Президиум Биологической группы ОМЕН:
акад. В. Л. Комаров, акад. С. А. Зернов и акад. Б. А. Келлер

Редактор серии Н. И. Малаховский

РЕЧЬ товарища СТАЛИНА

на приеме в Кремле работников высшей школы 17 мая 1938 г.

Товарищи!

Разрешите провозгласить тост за науку, за ее процветание, за здоровье людей науки.

За процветание науки, той науки, которая не отгораживается от народа, не держит себя вдали от народа, а готова служить народу, готова передать народу все завоевания науки, которая обслуживает народ не по принуждению, а добровольно, с охотой (аплодисменты).

За процветание науки, той науки, которая не дает своим старым и признанным руководителям самодовольно замыкаться в скорлупу жрецов науки, в скорлупу монополистов науки, которая понимает смысл, значение, всесилие союза старых работников науки с молодыми работниками науки, которая добровольно и охотно открывает все двери науки молодым силам нашей страны и дает им возможность завоевать вершины науки, которая признает, что будущность принадлежит молодежи от науки (аплодисменты).

За процветание науки, той науки, люди которой, понимая силу и значение установившихся в науке традиций и умело используя их в интересах науки, все же не хотят быть рабами этих традиций, которая имеет смелость, решимость ломать старые традиции, нормы, установки, когда они становятся устарелыми, когда они превращаются в тормоз для движения вперед, и которая умеет создавать новые традиции, новые нормы, новые установки (аплодисменты).

Наука знает в своем развитии не мало мужественных людей, которые умели ломать старое и создавать новое, несмотря ни на какие препятствия, вопреки всему. Такие мужи науки, как Галилей, Дарвин и многие другие общеизвестны. Я хотел бы остановиться на одном из таких корифеев науки, который является вместе с тем величайшим человеком современности. Я имею в виду Ленина, нашего учителя, нашего воспитателя (аплодисменты). Вспомните 1917 год. На основании научного анализа общественного развития России, на основании научного анализа международного положения Ленин пришел тогда к выводу, что единственным выходом из положения является победа социализма в России. Это был более, чем неожиданный вывод

для многих людей науки того времени. Плеханов, один из выдающихся людей науки, с презрением говорил тогда о Ленине, утверждая, что Ленин находится «в бреду». Другие, не менее известные люди науки, утверждали, что «Ленин сошел «с'ума», что его следовало бы упрятать куда нибудь подальше. Против Ленина выли тогда все и всякие люди науки как против человека, разрушающего науку. Но Ленин не убоялся пойти против течения, против косности. И Ленин победил (аплодисменты).

Вот вам образец мужа науки, смело ведущего борьбу против устаревшей науки и прокладывающего дорогу для новой науки.

Бывает и так, что новые пути науки и техники прокладывают иногда не общеизвестные в науке люди, а совершенно неизвестные в научном мире люди, простые люди, практики, новаторы дела. Здесь за общим столом сидят товарищи Стаханов и Папанин. Люди, неизвестные в научном мире, не имеющие ученых степеней, практики своего дела. Но кому неизвестно, что Стаханов и стахановцы в своей практической работе в области промышленности опрокинули существующие нормы, установленные известными людьми науки и техники, как устаревшие, и ввели новые нормы, соответствующие требованиям действительной науки и техники? Кому неизвестно, что Папанин и папанинцы в своей практической работе на дрейфующей льдине мимоходом, без особого труда, опрокинули старое представление об Арктике, как устаревшее, и установили новое, соответствующее требованиям действительной науки? Кто может отрицать, что Стаханов и Папанин являются новаторами в науке, людьми нашей передовой науки?

Вот какие еще бывают «чудеса» в науке.

Я говорил о науке. Но наука бывает всякая. Та наука, о которой я говорил, называется ПЕРЕДОВОЙ наукой.

За процветание нашей передовой науки!

За здоровье людей передовой науки!

За здоровье Ленина и ленинизма!

За здоровье Стаханова и стахановцев!

За здоровье Папанина и папанинцев! (аплодисменты).

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. СМИРНОВ, Э. СТРОМ и С. КУЗНЕЦОВ

ВАРИАЦИИ В УГЛЕВОДНОМ И АЗОТНОМ ОБМЕНЕ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФОСФАТОВ

(*Представлено академиком* А. Н. Бахом)

Работа имеет целью проследить изменения в превращениях углеводов и азотистых соединений у высших растений в зависимости от различий фосфатного питания. Исследования такого направления повышают возможности управления производительностью растений. Опыты велись в водных культурах со сменными растворами специально составленной питательной смеси солей, позволявшей исключать и варьировать фосфор без особых нарушений соотношения остальных элементов. Растительный объект — горох. Культуры в темноте и на свету для выявления действия фосфатов на деструктивное и синтетическое направление процессов. С этой целью — расчлененный анализ растений, по органам. Это позволяло одновременно иметь представление о влиянии фосфатов на перемещение веществ в растении.

Фосфатное влияние в обмене веществ проявилось на изменении сухого веса растений, на количественном и качественном составе углеводной группы и азотистых соединений. Фосфатное голодание сопровождалось усилением расхода запасных веществ, пониженным накоплением сухого веса, депрессией синтеза полисахаридов и белков, повышенным экзосмосом и перемещениями.

Важное значение фосфатов в жизни организмов — достаточно старый и прочно установленный факт, которым уже давно и с успехом пользуются медицина и агрономия. Еще в 1699 г. Вудворд указывал на роль фосфора в создании урожая растений [цит. по Джонсу ([29])].

Многочисленные опыты питания растений с различными вариациями количеств и форм фосфорных соединений, а также сроков снабжения ими растений ограничивались, однако, в огромном большинстве случаев учетом общих урожайных данных и сроков созревания растений; лишь в некоторых исследованиях выяснялось влияние фосфора на накопление тех или иных практически важных соединений в конечном урожае (сахар в корне свекловицы, крахмал в клубнях картофеля, белки в семенах бобовых и т. д.). В очень ограниченном числе случаев определялись формы соединений фосфора, доступные растениям ([18, 47]) и содержащиеся в различных органах и в различном возрасте растений ([1, 21, 24, 25, 47].)

Новейшие представления о биохимической роли фосфора, возникшие в результате изучения как распада углеводов при гликолизе и спиртовом брожении ([17, 20, 42, 46]), так и процессов построения сложных соединений из простых моносахаров ([8, 9, 12, 21, 22, 24, 25, 32, 33, 35]), в связи с различием форм существования последних (свободные

гексозы и их фосфорные эфиры, пирановые и фурановые структуры углеводов), выдвигают, естественно, вопрос об эволюции углеводной и азотной групп на последовательных стадиях жизни растений в зависимости от снабжения их фосфатами.

Несомненно, освещение этого вопроса, помимо теоретического интереса, не лишено и практического смысла. Развитие работ в этом направлении должно способствовать более полному овладению управлением производства растениями практически полезных веществ, причем не только в количественном, но и в качественном отношении.

Не касаясь всего огромного многообразия роли фосфора в обмене веществ у растений (1, 4), мы ограничили себя заданием проследить влияние дозировки фосфатного питания на некоторые проявления процессов распада и построения углеводов и азотных соединений растений по отдельным органам и возрастам.

При постановке и проведении опытов мы исходили из представления, что не только для энергетического процесса окислительно-восстановительного распада простых углеводов, но также и для биологического синтеза сложных соединений необходимо фосфорилирование. Оно безусловно неизбежно не только при синтезе соединений, непосредственно содержащих в своем составе фосфорную кислоту нуклеопротеиды, крахмал (39, 43), фосфатиды, такие образования, как желтый фермент Варбурга и его кофермент (35) и т. д.], но во многих случаях и свободных от фосфора соединений (тростниковый сахар, мальтоза, раффиноза, клетчатка, инулин, гуми, простые белки). На пути ко многим сложным соединениям, хотя бы не содержащим в своем составе фосфора, неизбежно фосфорилирование на промежуточных ступенях, как средство взаимного превращения альдоз и кетоз и как стабилизация активных фурановых форм углеводов, определяющих самую возможность биологического синтеза сложных молекул сахаридов.

В связи с этим мы вправе ожидать при исключении или ослаблении фосфатного питания не только изменения общего содержания углеводов, но и определенных смещений в составе последних. Поскольку в тесной зависимости от углеводов находится и динамика азотистых соединений (11, 13, 36, 37, 38), дозировка снабжения растений фосфором должна уже поэтому проявляться и на составе этой группы, независимо от того, входит или нет фосфор в построение отдельных представителей этой группы.

Постановка опытов

Поскольку, по всем данным, фосфатам принадлежит решающая роль как при процессах распада моносахаров, так и при процессах построения ди- и полисахаридов, представлялось желательным проследить по возможности расчлененно за этими двумя направлениями влияния фосфатов на углеводный, а в связи с ним и на азотный обмен растений. С этой целью опыты проводились как в нормальных условиях освещения, когда в обмене веществ преобладает синтетическое направление, так и в условиях полного затемнения, когда доминирует распад. Из этих же соображений растения анализировались не целиком, а расчлененно по органам. У этиолированных растений вегетативные части — корни и стебли с рудиментарными листьями — анализировались отдельно от запасных органов — семядолей, в которых при прорастании происходит исключительно односторонний распад, сопровождающийся усиленным оттоком продуктов распада в вегетативные органы. В связи с этим делать заключение о размере рас-

пада возможно лишь по изменению сложных, не способных к перемещениям веществ, как крахмал, клетчатка, белки, но не по продуктам их гидролиза, в форме которых совершается транспорт запасных веществ.

У растений, развивавшихся в нормальных условиях освещения, анализу подвергались раздельно: 1) семядоли, 2) корни и стебли, как проводящие органы, и 3) листья, как органы преимущественного преобладания синтеза.

Опытным растением был выбран горох, поскольку запасные вещества его семян достаточно богаты необходимыми для наблюдений углеводами и азотистыми соединениями.

Семена гороха сорта «Ирландец» тщательно просматривались и отбирались для опыта не только без каких-либо повреждений, но и равные по весу, форме и окраске. Вес каждых 100 семян был равен 19.5 г. Отобранные семена очищались от загрязнений сначала взбалтыванием их в водном растворе мыла, с последующим прополаскиванием дестиллированной водой. Затем они дезинфицировались в 1%-ном растворе брома в течение 3—5 минут и снова отмывались дестиллированной водой. После такой обработки семена подвергались набуханию в воде 1—2 суток и предварительному проращиванию между влажными листами фильтровальной бумаги в течение 3 суток. За этот срок образовывались корешки достаточной длины для высадки проростков на парафинированную сетку, натянутую на кристаллизаторы или на вегетационные цилиндры с питательными растворами. На каждом кристаллизаторе, содержащем 2 л раствора, и на каждом вегетационном цилиндре по 7 л емкостью размещалось приблизительно по 100 штук проростков гороха.

Развитие проростков происходило на трех растворах, различающихся по содержанию фосфатов. Для возможно меньшего нарушения сбалансированности катионов и осмотического давления питательных растворов при вариировании содержания в них фосфора составление солевой питательной смеси производилось из расчета, чтобы каждый анион смеси имелся в количестве и форме, соответствующих входящим в солевую смесь катионам. При этом отдельные соли каждого аниона брались в таком количестве, чтобы соотношение катионов в них было одинаковым с таким же соотношением во всей питательной смеси. Исключение из так составленной полной питательной смеси какого-либо анионного ряда (в наших опытах фосфатного) не нарушает соотношения катионов в растворе. Для сохранения неизменным и количества катионов, а по возможности и величины осмотического давления при исключении фосфатного ряда, остающиеся соли повышались в своем содержании соответственно убыли катионов исключенного ряда (фосфатного) с сохранением прежнего соотношения между оставшимися солями и, следовательно, катионами. Исключение фосфатов было либо полным, либо частичным до 0.1 от полного их содержания. В результате имелось три питательных раствора со следующими количествами солей (в миллимолях на 1 л воды):

	1. Полная питательная смесь	2. Питат. смесь с 0.1 фосфатов	3. Питат. смесь без фосфатов
KCl	0.52	0.68	0.69
$CaCl_2$	0.45	0.58	0.60
$MgCl_2$	0.30	0.39	0.40
K_2SO_4	0.52	0.68	0.69
$CaSO_4$	0.45	0.58	0.60
$MgSO_4$	0.30	0.39	0.40
KH_2PO_4	0.52	0.52	0.00
$CaHPO_4$	0.45	0.45	0.00
$MgHPO_4$	0.30	0.030	0.00
KNO_3	0.52	0.68	0.69
$Ca(NO_3)_2$	0.45	0.58	0.60
$Mg(NO_3)_2$	0.30	0.39	0.40

Во все растворы добавлялось лимоннокислое железо в количестве 2.5 мг и борная кислота в количестве 0.1 мг на каждый литр.

При культуре горохов в отсутствие света из всех питательных смесей был исключен нитратный ряд без изменения остальных рядов. Запасные вещества семян гороха достаточно богаты азотом для удовлетворения потребности в этом элементе у этиолированных проростков, развитие которых ограничивается в первую очередь не недостатком азота, а углеводным голоданием. Введение азота извне было бы для целей опыта, в отсутствие света неблагоприятным, поскольку осложнялся бы учет изменений как углеводов, так и азотистых соединений.

Сохранение азота в питательных растворах при опытах в отсутствие света, с целью выравненности условий со световыми опытами, не оправдывалось, так как этим не достигалось равенства всех условий, кроме одного — освещения. Помимо освещения различие условий развития в темноте и на свету определялось неизбежным неравенством транспирации и поступления минеральных веществ из питательных растворов, различием температурных условий, неодинаковым соотношением числа растений на единице питательного раствора и т. д.

Для выравнивания pH во все питательные растворы добавлялась известковая вода. До выравнивания известковой водой непосредственно приготовленные растворы имели pH: 1—6.2, 2—5.6 и 3—5.4. Известковой водой pH доводился по всем вариантам до 6.3—6.5. Во время опытов pH не спускалось ниже 5.8.

Через каждые 5 дней растворы сменялись на свежие с целью устранения резких уклонений в их составе за время развития растений. В опытах с исключением света пребывание растений на питательных растворах продолжалось 5, 10 и 20 дней, в опытах с нормальным освещением — 10, 20, 30 дней.

Температура воздуха при темновых опытах поддерживалась в пределах 17—20°. Световой опыт проводился в вегетационном домике, и, следовательно, температура подвергалась, как и свет, естественным колебаниям. Максимум температуры доходил до 31°, минимум спускался до 8°.

Развитие проростков в темноте не обнаруживало с внешней стороны различий в зависимости от содержания фосфатов в растворах. При каждом сроке уборки проростки были приблизительно равными по длине стеблей и корней, с резко выраженной этиолированностью. Развитие растений при нормальном освещении обнаруживало следующие вариации в зависимости от дозировки фосфатов в питательном растворе: в течение первой декады роста на питательных растворах размеры растений либо не имели различий (опыт Стром), либо несколько большие размеры наблюдались у растений, не получавших фосфатов (опыт Кузнецова). Начиная с 20-дневного срока растения при полном фосфатном голодании заметно отстают в росте. На первое место по развитию, по интенсивности окраски и по мощности корневой системы становятся растения на растворах с фосфатами. Это соотношение в развитии сохраняется до последнего срока уборки (30 дней), когда фосфатные растения начали зацветать; бесфосфатные остались к этому времени нецветущими. Это различие стадий развития в третьем сроке нашло резкое отражение на углеводном и азотном составах растений, которые в некоторых отношениях получились обратными предшествующим срокам уборки.

Уборка и фиксация материала

При уборке растений каждого срока корни ополаскивались дестиллированной водой и подсушивались с поверхности фильтровальной бумагой. Число растений подсчитывалось и определялся сырой

вес их. Неразвившиеся и заболевшие проростки отбрасывались. Расчлененный на семядоли и осевые органы материал темнового опыта и на семядоли, осевые органы и листья материал светового опыта фиксировался при учете углеводного обмена (выполнено Стром) кипящим спиртом, при учете азотного обмена (выполнено Кузнецовым) текучим паром ([6]). От спиртовой фиксации при изучении азотного обмена пришлось отказаться в связи с имеющимися указаниями на происходящие при этом значительные погрешности ([44]).

Соответственно двум способам фиксации материала сухое вещество учитывалось двумя методами. При фиксации спиртом определялся сухой вес нерастворимой в спирту части и сухой остаток от выпаривания определенного объема (20 см^3) спиртового раствора. (Выпаривание производилось во взвешенном бюксе на водяной бане при температуре 50—60° до сиропообразного состояния, после чего велось досушивание до постоянного веса в вакуум-эксикаторе над фосфорным ангидридом.) Суммирование сухого веса нерастворимой в спирту части материала и вычисленного сухого остатка всего объема спиртовой вытяжки давало общий вес сухого вещества отдельно фиксировавшихся органов растений. Отсюда узнавался сухой вес целых растений. При фиксации текучим паром учет сухого вещества обычный. Результаты определений свежего веса и влажности проростков не показали каких-либо различий в зависимости от снабжения фосфатами, почему на этой части работы не задерживаемся.

Анализ материала из опытов в отсутствие света

Сухое вещество. Уменьшение общего содержания сухого вещества в проростках, развивающихся в отсутствие света, зависит от двух причин: от дыхания и от экзосмоса органических и минеральных веществ в окружающий корни раствор.

Еще в 1910 г. Л. А. Иванов ([7]), а также Залесский и Рейнгард ([2]) наблюдали повышение выделения углекислоты увлажненной гороховой мукой при добавлении фосфатов (Na_2HPO_4). По данным недавней работы Джонса ([29]) с прорастающими семенами пшеницы, присутствие фосфата в питательном растворе повышает энергию дыхания приблизительно на 6%. Значительно большее усиление дыхания под влиянием фосфатов наблюдал несколько ранее Лион ([31]). Для проростков пшеницы оно выражалось в 35%, а для водоросли *Elodea canadensis* достигало 55. В работе Лиона, кроме того, обнаружено, что значение фосфатов в процессе дыхания определяется не только влиянием их на анаэробную фазу в связи с фосфорилированием, но и на аэробную, поскольку фосфат обусловливая возможность образования CO_2 из сахаров под влиянием раствора картофельной оксидазы и благоприятно влиял на каталитическое окисление металлическим железом. В работе А. Рейфенберга и Л. Франкенталя ([40]) также констатировано стимулирующее влияние фосфатов на дыхание размолотых семян гороха, ячменя, пшеницы; при этом наблюдалось не только возрастание выделения углекислоты и поглощения кислорода, но также изменение соотношения дыхательного газообмена в сторону повышения дыхательного коэффициента, что свидетельствовало о преобладании стимулирования анаэробной фазы дыхания. При этом обнаружена зависимость действия фосфатов от pH. Оптимальная зона pH положительного действия фосфатов на дыхание варьировала для муки семян различных растений, располагаясь у гороха около нейтрального пункта.

При изучении влияния нейтральных солей на активность пероксидазы водной вытяжки из семян пшеницы одному из нас ([14]) приходилось наблюдать не только усиление активности пероксидазы под влиянием фосфата, но и небольшое оксидазное и пероксидазное действие самого фосфата (в концентрации n/80—n/800). Каталитическое действие фосфата в процессе окисления фруктозы в атмосфере чистого кислорода было констатировано Варбургом и Ябузоэ ([45]). По Мейергофу и К. Матуока ([34]) такое окисление фруктозы в концентрированном растворе фосфата является катализом, очень резко подавляющимся, при соответствующих условиях, цианистым калием и пирофосфатом натрия и сильно повышающимся и присутствии меди, железа и марганца.

Все имеющиеся данные заставляли ожидать, что потеря сухого вещества этиолированными проростками гороха будет слабее при фосфатном голодании. Однако это не оправдалось. Лишь в одном случае за первую пятидневку пребывания проростков на растворах (когда запас дыхательного материала еще значителен) имелся повышенный расход сухого вещества проростками на растворе, содержащем полную дозу фосфата, но только по сравнению с потерей сухого вещества проростками на растворе с 0.1 от полной дозы фосфата. При полном исключении из раствора фосфата и в этом возрасте проростков потеря ими сухого вещества была наибольшей. На позднейших стадиях жизни этиолированных проростков (10 и 20 дней) во всех наших опытах, проводившихся в различное время различными лицами, расход сухого вещества, хотя и с различной выраженностью, постоянно возрастал с уменьшением содержания фосфатов в питательном растворе.

Таблица 1

Расход сухого вещества этиолированными проростками гороха, в процентах от сухого веса посадочного материала

Возраст проростков в днях	Опыт Кузнецова			Опыт Стром		
	P_2O_5	0.1 P_2O_5	без P_2O_5	P_2O_5	0.1 P_2O_5	без P_2O_5
5	13.76	11.34	15.57	—	—	—
10	29.57	31.26	31.50	23.66	25.06	27.78
20	37.78	39.71	42.25	38.39	45.84	46.67

Совершенно такой же по существу результат был получен в предварительном опыте, выполненном Баславской с горохом (сорт «Виктория»), на питательном растворе Кнопа. Процент расхода сухого вещества в отношении к весу семян в порядке снижения содержания фосфата в питательных растворах был для 5-дневного возраста: 7.69; 15.09; 18.64; для 13-дневного возраста: 28.58; 30.59; 35.2. Здесь даже 5-дневный возраст не уклоняется, как в опыте Кузнецова.

Наряду с повышением расхода сухого вещества этиолированными проростками при выключении из питательного раствора фосфатов происходило (по наблюдениям Баславской) также усиленное подкисление растворов.

Таблица 2

Раствор	Исходн. pH	Через 5 дней	Исходн. pH	Через 13 дней
P_2O_5	5.7	5.8	5.8	7.0
0.1 P_2O_5	6.0	5.8	6.0	6.8
Без P_2O_5	5.8	5.2	5.8	5.3 (в 2 сос.) 6.2 (в 1 сос.)

Однако ни то, ни другое явление еще не может служить доказательством повышенного дыхания проростков гороха при фосфатном голодании. Усиленное подкисление (или ослабленное подщелочение) питательных растворов при фосфатном голодании может быть обя-

зано не повышенному дыханию корней, а ослабленной буферности питательного раствора (при отсутствии или снижении содержания в нем фосфатов), измененному соотношению в поглощении катионов и анионов из раствора и в связи с этим измененному составу экзосмирующих веществ.

Повышенные траты сухого вещества проростками при выключении фосфатов из питательной смеси невозможно приписать усиленному дыханию не только потому, что мы имеем целый ряд наблюдений различных исследователей, устанавливающих прямую зависимость энергии дыхания растений от снабжения их фосфатами [по Грегори и Ричардсу ([28]), при фосфатном голодании явления дыхания сохраняются нормальными], что находится в полном согласии с существующими теоретическими представлениями о роли фосфатов в процессах окислительно-восстановительного распада углеводов. Так как причиной потери проростками сухого вещества является не только дыхание, но и экзосмос, то еще вопрос, какое явление определяло различия в потере сухого вещества проростками в зависимости от снабжения их фосфатами. К сожалению, как трата сухого вещества, обязанная экзосмосу, так и энергия дыхания остались непрослеженными непосредственным анализом. Однако мы вправе сделать заключение о наличии экзосмоса в наших опытах и о различной его выраженности в зависимости от снабжения проростков фосфатами по убыли абсолютного содержания общего азота в проростках. Особенно больших величин (13—15% исходного содержания) эта убыль достигала при полном исключении фосфатов из питательного раствора, когда и расход сухого вещества был наибольшим (опыт Кузнецова).

Сопоставляя расход сухого вещества с расходом суммы углеводов, мы в состоянии констатировать, что, во-первых, изменение обеих величин находится в одинаковой зависимости от фосфатного питания; во-вторых, величина расхода сухого вещества во всех случаях больше величины убыли суммы углеводов и, наконец, в-третьих, дифференция (d) между тратой сухого вещества и углеводов в своей величине зависит и от возраста проростков и от снабжения их фосфатами.

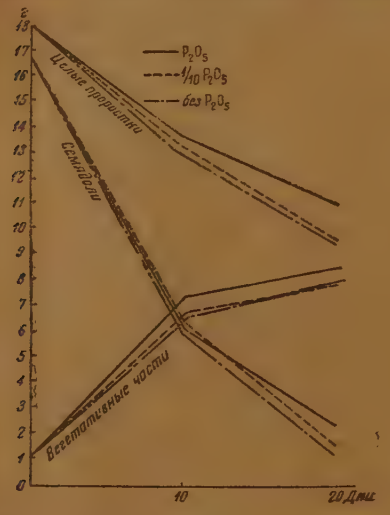
Таблица 3

Расход 100 этиолированными подростками гороха сухого вещества и углеводов, в граммах

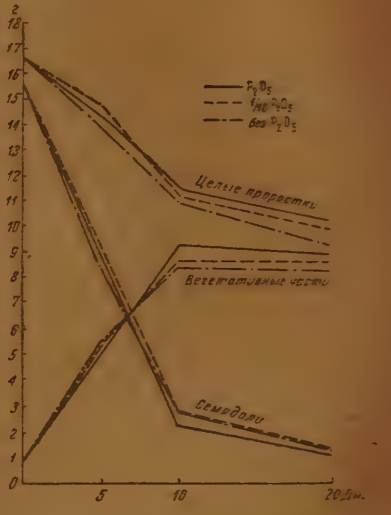
Содержание фосфатов в растворах	За 10 дней			За 20 дней		
	сухое вещество	сумма углеводов	d	сухое вещество	сумма углеводов	d
Полная доза	4.26	2.45	1.81	6.91	5.75	1.16
0.1 дозы	4.51	3.27	1.24	8.25	5.81	2.44
0	5.0	3.73	1.27	8.4	5.95	2.45

Преобладание траты сухого вещества над расходом суммы углеводов (включая клетчатку) может быть обязано либо использованию в процессе дыхания не только углеводов (расход которых помимо дыхания обязан потреблению их в пластических процессах построения новых клеток), либо экзосмосу органических веществ, о наличии и размере которого мы заключаем по убыли содержания общего азота.

Для окончательного суждения мы пока еще не располагаем необходимыми данными по непосредственному определению энергии дыхания и величины дыхательного коэффициента. Возрастные различия в величине (d) возможны, конечно, как следствие сильного израсходования нормального дыхательного материала — растворимых углеводов (см. табл. 5), и использования в качестве дыхательного материала азотистых соединений, с чем, однако, не особенно хорошо согласуется сильно сниженная величина (d) за 20 дней по полной дозе фосфатов; вторая возможная причина — усиление с возрастом экзосмоса в связи с глубоким фосфатным голоданием клеток, обусловливающим повышенную проницаемость плазменных оболочек для растворимых органических веществ, как азотистых, так и безазотистых, в результате распада фосфатидов (7). Вторая возможность более вероятна, так как вполне согласуется с изменениями величины дифференции потери сухого вещества и суммы углеводов.



Фиг. 1. Сухой вес 100 этиолированных проростков, в граммах (опыт Стром)



Фиг. 2. Сухой вес 100 этиолированных проростков, в граммах (опыт Кузнецова)

Ведя расчлененный учет изменений сухого вещества в запасных и вегетативных органах этиолированных проростков, удается подметить одну интересную зависимость от обеспеченности клеток фосфатами. При росте в отсутствие света в целых проростках увеличивается с возрастом снижение содержания сухого вещества. Но в отдельных тканях идут, как известно, процессы распада и построения неодинаково: в запасных тканях семядолей снижение содержания сухого вещества происходит односторонне и поэтому усиленно; в тканях вновь образующихся вегетативных органов совершается накопление сухого вещества за счет запаса в семени. Противоположный ход изменений содержания сухого вещества в запасных и вегетативных органах и отличие этих изменений в отдельных органах от суммарных изменений в целом проростке, наконец количественная зависимость от фосфатного питания видны из фиг. 1 и 2.

Накопление сухого вещества во вновь образующихся вегетативных органах этиолированных проростков за счет запасных веществ

семени может характеризоваться отношением величины прироста сухого вещества вегетативных органов к величине потери сухого вещества целым проростком. Величина этого отношения, которое назовем коэффициентом использования запасных веществ, находится, по всем имеющимся у нас данным, в прямой зависимости от обеспеченности проростков гороха фосфатами:

Таблица 4

Использование запасных веществ в зависимости от снабжения проростков P_2O_5

Время в днях	Потери сух. вещ. на 100 целых прор. в г			Прир. сух. вещ. в вегет. орган. на 100 прор. в г			Коэффициент использования запасных веществ			Исполнитель опыта и опытный материал
	P_2O_5	0.1 P_2O_5	без P_2O_5	P_2O_5	0.1 P_2O_5	без P_2O_5	P_2O_5	0.1 P_2O_5	без P_2O_5	
5	1.3	2.55	3.15	1.95	1.95	1.90	1.5	0.76	0.60	С. Баславская, проростки гороха, сорт «Виктория», пит. смесь Кнопа
13	4.83	5.17	5.95	6.00	5.60	6.16	1.24	1.08	0.87	
5	2.28	1.88	2.61	4.15	4.46	4.57	1.82	2.37	1.75	С. Кузнецов, проростки гороха, сорт «Ирландец», пит. смесь, привед. выше
10	4.[illegible]	5.1[illegible]	5.22	8.29	7.70	7.54	1.67	1.49	1.44	
20	6.26	6.58	7.00	8.03	7.73	7.39	1.28	1.17	1.06	
10	4.26	4.51	5.00	6.1	5.73	5.59	1.43	1.27	1.12	Э. Стром, тот же материал
20	6.91	8.25	8.40	7.38	6.79	6.89	1.07	0.82	0.82	

Выключение P_2O_5 из питательного раствора сопровождается постоянным возрастанием потери сухого вещества у этиолированных проростков гороха при столь же постоянном уменьшении прироста сухого вещества в вегетативных частях. Как результат, величина коэффициента использования запасных веществ всегда ниже при фосфатном голодании проростков. Частичное исключение фосфатов из раствора дает меньшее изменение величин сухого вещества и коэффициента использования запасов, чем полное исключение фосфатов. Только в одном случае с 5-дневными проростками имеется уклонение в этом отношении, которое, возможно, обязано незамеченной аналитической погрешности.

Углеводы. Спиртовая вытяжка консервированного материала сливалась с твердого остатка, который тщательно растирался в фарфоровой ступке. После растирания вся масса количественно переносилась на нуч и отсасывалась досуха. Из твердого остатка делалась повторная экстракция 82%-ным спиртом до тех пор, пока стекающий спиртовый раствор переставал восстанавливать жидкость Фелинга, что достигалось 4—5-кратным извлечением углеводов спиртом. В спиртовом экстракте определялись сахара, редуцирующие до гидролиза, сахароза (5-минутный гидролиз) и сумма сахаров по 24-часовому гидролизу при 70°. В нерастворимой части — крахмал вместе с декстринами и клетчатка совместно с гемицеллюлозой. Весь ход анализа был проведен по схеме Кизеля ([6]). Восстанавливающая способность жидкости Фелинга определялась по Бертрану со следующим изменением: вместо обычного 3-минутного кипячения жидкости Фелинга с раствором сахара на газовой горелке, мы выдерживали смесь на кипящей водяной бане в течение 23 минут, так как при этом более константны условия для течения реакции ([7, 19]).

Из отдельных форм углеводов сахара, редуцирующие без гидролиза, сильно накопляются за первую декаду, снижаясь к 20-дневному

сроку пребывания проростков на растворах. Особо выраженных различий в этой фракции углеводов для целых проростков на фоне различного фосфатного питания не наблюдается (табл. 5). Сахароза снижается с возрастом проростков, за исключением бывших на растворе с 0.1 дозы фосфата, где за вторую декаду изменения в содержании сахарозы не выходят за аналитическую погрешность. Снижение содержания сахарозы от исходной величины наиболее сильно идет при ограниченной дозе фосфора (0.1) и наиболее слабо при полной дозе фосфата.

Сумма растворимых углеводов, как и редуцирующих сахаров, повышается за 10-дневный период развития, резко снижаясь к 20-дневному сроку. Повышение суммы сахаров за первую декаду развития ослаблено при частичном и особенно при полном исключении фосфора; во вторую декаду — наименьшая убыль сахаров при полном фосфатном голодании и наибольшая при частичном. Накопление суммы сахаров в первую декаду совпадает с резким снижением содержания нерастворимых фракций углеводов.

Таблица 5

Содержание углеводов, в миллиграммах, на 100 целых растений

Сроки	Растворимые			Нерастворимые			Сумма всех углеводов
	сахара, редуцирующие до гидролиза	сахароза	сумма сахаров	крахмал + декстр.	клетчатка + гемицел.	сумма	
Исходная	110.0	1 264	1 593.0	4 086	4 018	8 104	9 697
	Полная доза P_2O_5						
10 дней	1 064.5	634.8	2 334.0	1 958	2 958	4 916	7 250
20 »	70.21	506.8	585.6	702	2 653	3 375	3 950
	0.1 P_2O_5						
10 дней	1 363.7	377.6	2 057.0	1 909	2 466	4 357	6 432
20 »	60.7	385.7	539.0	615	2 737	3 355	3 891
	Без P_2O_5						
10 дней	1 174.3	578.0	1 743.0	1 948	2 278	4 222	3 969
20 »	83.4	423.0	650.0	588	2 507	3 096	5 745

За 10-дневный период развития снижение крахмальной фракции в проростках при всех дозировках фосфата одинаково, расхождения не выходят за предел аналитической погрешности. За вторую декаду расход крахмала сильнее при фосфатном голодании, указывая на использование фосфора органических соединений (11, 26, 27). Фракция клетчатки с возрастом падает; это снижение по нормальной смеси идет значительно слабее после 10-дневного развития. При выключении фосфора как частичном, так и особенно полном содержание клетчатки понижается сильнее в первую декаду; во вторую декаду уменьшения клетчатки не происходит; имеется даже небольшой прирост. Сумма нерастворимых углеводов с возрастом закономерно падает, причем сильнее при недостатке и отсутствии фосфора. Так же изменяется и сумма всех углеводов. Таким образом влияние фосфора про-

являлось на целых этиолированных проростках гороха ослаблением расходования углеводов как растворимых в спирту, так и нерастворимых.

Обращаясь к запасным органам, можно видеть (табл. 6), что у них особенно резко снижается сумма всех углеводов с возрастом растения, причем заметно сильнее при фосфатном голодании проростков.

Таблица 6

Содержание углеводов в семядолях 100 проростков, в миллиграммах

Сроки	Растворимые			Нерастворимые			Сумма всех углеводов
	сахара, редуцирующие до гидролиза	сахароза	сумма сахаров	крахмал + декстр.	клетчатка + гемицелл.	сумма	
Исходная	50.0	1 189.6	1 377	4 068	3 552	8 020	9 397
	Полная доза P_2O_5						
10 дней	115.0	543.0	821	1 958	1 522	3 480	4 301
20 »	—	221.53	241	702	592	1 294	1 535
	0.1 P_2O_5						
10 »	338.18	166.25	792	1 909	1 372	3 281	4 073
20 »	—	98.51	126	615	565	1 180	1 306
	Без P_2O_5						
10 »	136.0	361.6	690	1 928	1 122	3 050	3 740
20 »	—	114.35	154	588	526	1 114	1 268

Сахара, редуцирующие без гидролиза, накопляются к 1-дневному сроку, совершенно исчезая в дальнейшем. Небольшое накопление этой фракции происходило при содержании 0.1 P_2O_5 в питательном растворе. Сахароза с возрастом проростков очень резко снижается.

До наиболее низкой величины она спускается у проростков при 0.1 дозе фосфата в питательном растворе и наименьшее падение ее у проростков на полной питательной смеси. Сумма сахаров падает с возрастом заметно сильнее при исключении фосфора из питательной смеси.

То же относится и к сумме нерастворимых углеводов. Обе фракции нерастворимых углеводов (крахмал и клетчатка) снижаются с возрастом довольно равномерно и сильнее при исключении фосфора из питательной смеси.

Сумма углеводов в вегетативных частях (табл. 7) увеличивается за первую декаду, достигая максимума по полной смеси; в дальнейшем слабое нарастание происходит лишь у проростков на растворах с выключением фосфатов; при полной дозе P_2O_5 осевые части проростков понижают содержание суммы углеводов во вторую декаду благодаря резкому уменьшению содержания суммы сахаров. Сахара, редуцирующие до гидролиза, сильно повышаются к 10-дневному сроку, резко падая до исходной величины к 20 дням, причем первоначальное повышение идет несколько сильнее при отсутствии и при пониженной дозе фосфора в питательной смеси, что может быть поставлено в связь с более слабым использованием их для построения клетчатки. Сахароза с возрастом сильно увеличивается в своем содержании. За

Таблица 7

Содержание углеводов в вегетативных органах на 100 проростков, в миллиграммах

Сроки	Растворимые			Нерастворимые			сумма всех углеводов
	сахара, редуцирующие до гидролиза	сахароза	сумма сахаров	крахмал + декстр.	клетчат. + гемицелл.	сумма	
Исходная	60.0	74.0	216	18	66.0	84.0	300
Полная доза P_2O_5							
10 дней	949.5	92.0	1 514	—	1 436.6	1 436.6	2 957
20 »	70.21	285.0	344	—	2 061.7	2 061.7	2 400
0.1 P_2O_5							
10 дней	1 025.5	211.4	1 265	—	1 093.7	1 093.7	2 355
20 »	60.7	287.0	413	—	2 172.7	2 172.0	2 589
Без P_2O_5							
10 дней	1 038.0	217.0	1 054	—	1 155.0	1 155.7	2 205
20 »	83.4	309.0	496	—	1 981.0	1 981.0	2 478

первый 10-дневный период развития увеличение идет сильнее при недостатке и выключении фосфора из питательной смеси. К 20-дневному возрасту развития, вследствие усиленного нарастания сахарозы во вторую декаду при полном фосфатном питании, разница в содержании ее на фоне различного фосфатного питания сглаживается. Крахмал в осевых частях отсутствует. В посадочном материале осевые части содержали крахмал, но в очень небольшом количестве. Отсутствие крахмала в осевых частях установлено также и отрицательной реакцией с иодом. Клетчатка с возрастом растет, причем увеличение клетчатки идет сильнее за первый 10-дневный период при полном снабжении фосфором. К 20 дням особо выраженных различий в содержании клетчатки в зависимости от снабжения фосфором не наблюдается.

Усиленное накопление в этиолированных проростках гороха, при частичном и полном исключении фосфатов, сахаров, редуцирующих без гидролиза, может являться результатом, с одной стороны, повышенного распада запасных полисахаридов — крахмала и клетчатки семядолей, с другой — ослабленного потребления простых сахаров на дыхание и на синтез клетчатки во вновь возникающих клетках вегетативных органов. Повышенное образование клетчатки при наличии фосфатов хорошо согласуется с опубликованными недавно, уже после окончания нашей работы, данными Мак-Аналли и Мак-Лин (32, 33), констатировавшими усиление синтеза нерастворимых углеводов и гликогена в дрожжах под влиянием фосфатов. Для выяснения связи различий в содержании сахарозы вегетативных органов с фосфатным питанием полученных данных еще недостаточно. Резкое падение содержания сахарозы в семядолях с возрастом проростков и значительно большее количество ее в этих органах, чем в вегетативных частях, делают возможным допущение о простом перемещении ее из семядолей [Бартон Райт (23)]. За это же говорит и большее накопление сахарозы в вегетативных частях при недостатке и отсутствии

фосфатов в питательных растворах. Фосфатное голодание проростков должно вызывать усиленный распад фосфатидов семядолей, снижая полупроницаемые свойства их плазмы. Как результат, отток из семядолей имеющихся в них растворимых веществ, в том числе и сахарозы, сильнее, о чем говорит наблюдение за изменением сухого вещества. Однако сопоставление содержания сахарозы в семядолях и вегетативных органах за вторую декаду не позволяет считать накопление ее в вегетативных органах исключительно как результат ее перемещения из семядолей, так как в этот период содержание сахарозы в семядолях меньше, чем в вегетативных органах. Сопоставляя с фосфатным питанием проростков накопление в вегетативной части сахарозы за вторую декаду, можно убедиться, что полное фосфатное питание дает максимальное нарастание этого дисахарида (195 мг на 100 проростков), а в отсутствие фосфатов и при десятикратном снижении их содержания в питательном растворе накопление сахарозы в проростках сильно пониженное (92 и 76 мг на 100 проростков). Более ясно выраженная зависимость между синтезом сахарозы и фосфатным питанием проявилась у растений в нормальных условиях роста на свету. На этиолированных растениях фосфаты сказываются главным образом защитным действием на расход сахаров и полисахаридов и усиливающим влиянием на построение клетчатки вегетативных органов в первый период развития проростков.

Азотистые вещества. Анализ азотистых веществ сводился к определению общего азота, белкового, аминного, амидного и аммиачного. Сумма растворимого азота вычислялась по разности между общим и белковым азотом. Азот оснований или «остаточный»— по разности между общим растворимым и суммой амидного, аминного и аммиачного азота.

Общий азот определялся сжиганием навески сухого вещества в 0.25 г по способу Кьельдаля с добавлением ртути; отгонка в аппарате Парнаса со щелочью и с цинковой пылью в n/10 H_2SO_4 при малом вакууме.

Белковый азот определялся следующим образом: навеска в 1 г сухого вещества вносилась в колбу на 250 мл и обливалась 150 мл дестиллированной воды, подогретой до 40°. Затем производилось 45-минутное взбалтывание суспензии для полноты извлечения. После этого производилось осаждение уксуснокислым свинцом. Колбы с добавленным осадителем по нескольку раз встряхивались, осадок отстаивался в течение 5 минут и отфильтровывался. Промывание при 40° дестиллированной водой до полного исчезновения свинца в промывных водах (проба на H_2SO_4 или KJ). В фильтрате свинец осажадался 10%-ным раствором Na_2SO_4, осадок отфильтровывался, а фильтрат доводился до 250 мл, из коих и бралось по 50 мл на определение аммиака и амидного азота. Процент уклонения парных не выше + 2.7 от средней.

Аммиак определялся в аппарате Парнаса отгонкой с прокипяченным предварительно раствором буры (pH = 9) при температуре 36—38° и уменьшенном давлении в 20—40 мм ртутного манометра. Полное схождение парных.

Амидный азот определялся также в аппарате Парнаса, но после 6-часового гидролиза с 5%-ной серной кислотой с теми же предосторожностями, как при аммиачном определении. Процент расхождения парных не выше + 1.3 от средней. Разница между аммиаком, полученным после 6-часового гидролиза фильтрата, и аммиаком, полученным без гидролиза фильтрата, дает содержание амидного азота в пробе.

Моноаминокислоты определялись после отгона аммиака в аппарате Ван-Сляйка. Полное совпадение параллельных определений.

При рассмотрении результатов анализа прежде всего обращает на себя внимание факт уменьшения содержания общего азота с возрастом проростков. При этом зависимость от снабжения фосфатами проявляется в том, что при полной дозе фосфата потеря азота происходит лишь за первую пятидневку. При частичном фосфатном го-

лодании потеря азота за первую пятидневку слабее, но она продолжается в течение всей декады. У растений, развивавшихся при полном фосфатном голодании, падение содержания азота происходило и во вторую декаду. Таким образом наличие экзосмоса азотистых веществ у этиолированных проростков гороха не подлежит сомнению, причем фосфатное голодание несколько усиливает экзосмос во вторую декаду.

Таблица 8

Формы азота в целых проростках гороха

Сроки	Содержание азота в мг на 100 растений							В проц. от общ. азота	
	общего	белков.	раствор.	амин.	амидн.	аммиачн.	основ.	белков.	раствор.
Исходная	757.78	576.92	180.86	59.04	25.28	1.89	96.25	76.13	23.87
				Полная доза P_2O_5					
5 дней	667.66	327.77	339.89	128.91	68.58	2.36	130.05	49.11	50.89
10 »	661.27	235.64	425.63	177.4	96.88	6.33	148.39	35.62	64.38
20 »	669.08	185.11	483.97	193.2	155.05	12.02	123.70	27.70	72.30
				0.1 P_2O_5					
5 дней	719.55	350.87	368.68	150.07	60.10	1.50	152.00	48.76	51.24
10 »	659.63	234.26	425.37	197.51	92.45	6.04	130.37	35.51	64 49
20 »	682.90	182.92	499.98	217.90	154.35	9.88	117.88	29.08	70.92
				Без P_2O_5					
5 дней	699.61	340.90	358.71	144.32	55.48	2.46	154.73	49.01	50.99
10 »	658.93	237.88	421.05	201.99	89.63	5.82	107.69	36.10	63.90
20 »	644.97	178.18	466.79	220.66	156.87	9.47	78.58	27.62	72.38

Из отдельных форм азота белковый непрерывно (табл. 8) падает до последнего срока уборки растений, причем падение идет в зависимости от фосфатного питания так же, как и по общему азоту. Относительные количества белков (процент от общего азота) также снижаются с возрастом; различий от фосфатного питания при этом не обнаруживается.

Растворимые формы азота вообще увеличиваются за некоторым исключением азота оснований. Быстрое возрастание растворимого азота совпадает с наибольшим падением белкового азота, т. е. в первую пятидневку. Аминокислоты в отсутствие фосфора возрастают быстрее, аммиачный, наоборот, немного медленнее, чем у растений, развивающихся на фосфатах. Амидный азот не отражает различий в фосфатном питании. Поведение азота оснований совершенно отлично от остальных форм азота. В начале прорастания азот оснований заметно увеличивается, причем увеличение идет у растений с полным и частичным исключением фосфора до 5-дневного возраста и до 10-дневного у растений на полной питательной смеси. В дальнейшем содержание азота оснований понижается, причем сильнее при фосфатном голодании. Такая же динамика азота оснований отмечалась в свое время для ростков вики Д. Н. Прянишниковым ([10]).

Этот ход изменений в составе азотных веществ у этиолированных горохов в зависимости от возраста и снабжения их фосфатами пред-

Таблица 9

Формы азота семядолей этиолированных проростков гороха

Сроки	Содержание азота в мг на 100 проростков							В проц. от общ. азота	
	общего	белков.	раствор.	амин.	ами. дн.	аммиачн.	основ.	белков.	раствор.
Исходная	695.69	542.88	152.81	49.90	21.52	1.56	87.83	78.03	21.95
	Полная доза P_2O_5								
5 дней	364.59	228.06	136.53	38.97	25.30	0.52	61.75	62.55	37.47
10 »	111.78	53.87	57.91	21.16	6.59	1.13	26.026	48.19	51.81
20 »	42.59	23.74	18.85	7.08	6.19	0.22	4.36	55.74	44.26
	0.1 P_2O_5								
5 дней	390.10	238.18	151.92	45.41	15.93	0.52	86.06	61.05	38.95
10 »	123.57	60.34	63.23	27.00	5.06	0.15	31.02	48.83	51.77
20 »	42.76	26.94	15.82	4.32	4.62	0.92	5.97	63.00	37.00
	Без P_2O_5								
5 дней	356.71	206.88	149.83	35.81	11.79	0.47	100.92	59.99	42.01
10 »	126.94	61.19	65.75	28.61	3.83	0.15	33.15	48.20	51.83
20 »	40.68	26.44	14.19	4.05	4.23	0.86	4.81	65.07	34.90

ставляет собою лишь результирующую явлений, совершающихся в семядолях и в вегетативных органах. Данные для семядолей представлены в табл. 9, а для вегетативной части в табл. 11.

Особенностью опоражнивающихся семядолей при прорастании является, как известно, доминирование процессов распада, сопровождающегося оттоком возникающих продуктов во вновь образующиеся клетки вегетативных органов. Все формы азота, за исключением амидного на полном питательном растворе и азота оснований на питательном растворе в отсутствие фосфора за первую пятидневку, быстро снижаются в семядолях. Распад белковых веществ и отток продуктов распада (растворимый N) из семядолей за первую пятидневку наиболее интенсивны. При этом отток азота из семядолей количественно равен азоту распадающихся белков. В дальнейшем как распад запасных белков, так и отток азота ослабляются, но не в равной мере. Ослабление оттока азота меньше, чем ослабление распада белков. Эти различия в распаде белков и оттоке азота особенно резки в последний срок, что и обусловливает повышение процентного содержания белкового азота. Фосфатное голодание проростков не имело практически существенного отражения на распаде запасных белков, но на оттоке азота оно сказалось в последнем сроке (в результате истощения фосфатидов фильтрующая способность плазмы клеток семядолей неизбежно должна была понизиться).

Эти соотношения для наглядности приводим отдельно в табл. 10.

Изменение содержания отдельных форм растворимого азота с возрастом различно (табл. 9). Понижение аминного азота и особенно оснований увеличивается с возрастом проростков в несколько раз. Амидный азот наиболее понижается в семядолях к 10-дневному сроку; во вторую декаду снижение в семядолях амидного азота практически отсутствует. К этому сроку содержание аммиака в семядолях

Таблица 10

Расход белкового азота семядолей и отток из них растворимого азота на 100 проростков, в миллиграммах

	Распад белкового азота семядолей			Отток азота из семядолей		
	P_2O_5	0.1 P_2O_5	Без P_2O_5	P_2O_5	0.1 P_2O_5	Без P_2O_5
За первые 5 дней	314.82	30.47	336.00	331.00	305.59	338.92
» вторые 5 »	174.19	177.84	145.69	252.91	266.57	229.83
» вторую декаду	30.13	3.34	33.75	69.19	80.81	86.31

достигало максимума, причем этот максимум был наибольшим по нормальной смеси. В это время, как мы видели (табл. 6), редуцирующие сахара полностью отсутствуют в семядолях. Изменения в семядолях отдельных форм азота во времени не имели достаточно ясно выраженной зависимости от фосфатного питания.

Данные табл. 11 относятся к вегетативным органам с преобладанием в них синтезов над распадом, и поэтому изменения азотистых веществ здесь противоположны таковым в семядолях. На первом месте по содержанию общего и белкового азота в осевых органах в са-

Таблица 11

Формы азота в осевых органах этиолированных проростков

Сроки	Содержание азота в мг на 100 проростков								В проц. от общего азота	
	P_2O_5	общего	белков.	раствор.	амин.	амидн.	аммиачн.	основ.	белков.	раствор.
Исходная	24	62.09	34.04	28.05	16.137	3.76	0.33	8.42	54.81	45.13
	Полная доза P_2O_5									
5 дней	95	303.07	99.71	203.36	89.94	43.28	1.84	68.30	32.90	67.10
10 »	210	549.49	181.77	367.72	162.24	90.29	6.29	122.36	33.26	66.74
20 »	298	626.49	161.37	465.12	186.12	148.86	10.80	119.34	25.75	74.25
	0.1 P_2O_5									
5 дней	85	329.45	112.69	216.76	104.66	44.17	1.980	65.94	34.20	65.80
10 »	193	536.06	173.92	362.14	170.51	87.39	5.89	99.35	32.44	67.56
20 »	157	620.14	155.98	464.16	213.58	149.73	8.96	111.91	25.15	74.85
	Без P_2O_5									
5 дней	75	342.90	134.02	208.88	108.51	44.69	1.99	53.81	39.08	60.92
10 »	125	531.99	176.69	355.30	173.38	85.80	5.70	74.54	33.10	66.90
20 »	140	604.34	151.74	452.60	216.61	152.64	8.61	73.77	25.11	74.82

мую раннюю стадию жизни на растворах стоят проростки, развивающиеся на питательной среде с полным исключением фосфора. Это невозможно поставить в связь, поскольку в эту стадию развития различия в содержании фосфора осевых органов очень еще малы. С 10-дневного срока пребывания на растворах наилучший рост и накопление общего и белкового азота в осевых органах имеется при наличии в питательной среде фосфатов. Абсолютное содержание общего и белкового азота с возрастом растений в осевых органах меняется таким образом. Общий азот стремительно повышается вначале. К последнему сроку энергия его накопления значительно падает, что обязано израсходованию запасов азота в семядолях. Белковый азот нарастает не так бурно, причем на полной дозе фосфоров равномерно за всю первую декаду; при фосфатном голодании во вторую половину первой декады нарастание белков уже ослаблено. Во вторую декаду белки не образуются, а расходуются. Это указывает на наступление глубокого голодания проростков. Недостаток фосфата сопровождается сниженным максимумом и увеличенным падением содержания белкового азота в вегетативных органах. Падение энергии синтеза белков и последующий их расход, а также прекращение прироста и даже уменьшение сухой массы в осевых органах во вторую декаду должны быть сопоставлены с пониженным содержанием углеводов и повышенным экзосмосом при фосфатном голодании проростков. К концу третьего срока в связи с наступлением значительного углеводного голодания мы могли заметить некоторые признаки аммиачного отравления, как оно описано Д. Н. Прянишниковым ([30]). В последнюю декаду констатируется повышенное скопление аммиака, именно в осевых органах, где совершается перестройка запасных веществ в вещества вегетативных органов.

В связи с преобладанием распада белков в семядолях над синтезом их в осевых органах в последних происходит значительное увеличение с возрастом большинства растворимых форм азота (преимущественно аминного и амидного); в отсутствие и при снижении фосфора аминный азот накопляется больше, а азот оснований значительно меньше, чем при полной дозе фосфора в питательной среде. Большее скопление аминного азота в вегетативных органах проростков при фосфатном голодании происходит благодаря более слабому использованию притекающих из семядолей продуктов распада запасных белков для построения белков вегетативных органов. Большое содержание азота оснований в вегетативных органах проростков при полном фосфатном питании может объясняться лишь относительно большим поступлением этой формы азота из семядолей. Две основных формы растворимого азота — аминный и оснований — меняются в своем содержании в зависимости от снабжения проростков фосфатами в противоположном направлении. Поэтому процент белкового азота от общего и процент растворимого от общего не в состоянии дать представления о зависимости построения белка вегетативных органов от фосфатного питания. Но если взять отношение белкового азота к аминному, т. е. к форме, входящей в состав белков в наибольшем количестве, то, как показывают приводимые цифры (табл. 12), лишь в первую пятидневку фосфатное питание не находит отражения на этом отношении, поскольку хватает запасного фосфата; в конце первой декады это отношение больше по полной дозе фосфата, чем по одной десятой и без фосфата, где оно совершенно одинаково; в конце второй декады это отношение имеет тем меньшую величину, чем больше фосфатное голодание. Кроме того, по полной дозе P_2O_5

падение этого отношения проявляется лишь во вторую декаду, в то время как при отсутствии снабжения проростков фосфатами величина этого отношения ясно снижается уже в первую декаду.

Анализ этиолированных проростков гороха выявляет, что фосфатное голодание несколько задерживает перемещение азотистых соединений из запасных органов в вегетативные, понижая регенерацию белков в вегетативных органах. Фосфатное питание делает запасный азот более подвижным. В результате имеет место повышенный распад белков с семядолях при полном снабжении фосфатом, за исключением самой ранней стадии развития растений, когда поступление фосфора из внешней среды было еще ничтожно малым (табл. 11). В осевых органах, где происходил синтез белков, фосфатное питание повышало накопление белкового азота, за исключением первого срока развития растений (5 дней), когда общее содержание азота в осевых органах было пониженным. Способствуя синтезу белков в осевых органах в первую декаду, фосфатное питание ослабляло снижение содержания белкового азота во вторую декаду, когда наступило глубокое истощение углеводов.

Таблица 12

Отношение белкового N к аммиачному

Сроки	P_2O_5	0.1 P_2O_5	Без P_2O_5
5 дней	1.10	1.08	1.24
10 »	1.15	1.02	1.0
20 »	1 .87	0.73	0.70

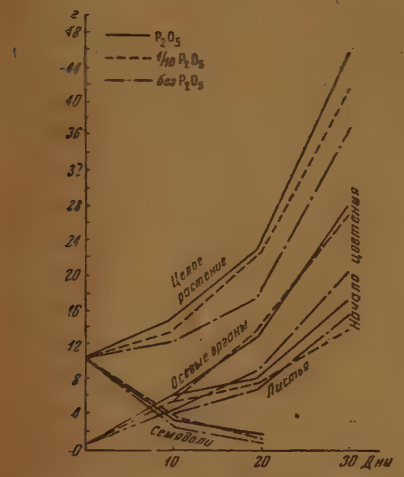
Анализ материала из опытов с нормальным освещением растений

Сухое вещество. Согласно опытам Герике и Бренчли [цит. по Бартон Райт, стр. 143—145 ([25])], а также исследованию Мак-Джилливрея ([27]), наиболее существенное действие фосфора для жизни растений проявляется при питании фосфатами в ранних стадиях развития. Герике подметил в опытах с пшеницей, что наибольший сухой вес растений получается в том случае, когда снабжение их фосфатами происходит лишь в первые четыре месяца (в дальнейшем растения переносились на растворы без фосфатов). Удлинение периода фосфатного питания снижало сухой вес растений. Позднее Бренчли также отмечала, что не только запоздалое, но и беспрерывное до самого конца питание ячменя фосфатами снижало сухой вес урожая. По наблюдениям Мак-Джилливрея, томатные растения после двухмесячного фосфатного голодания слабо оправлялись от добавления в питательный раствор фосфатов. По Грегори и Ричардсу ([28]), изучавших зависимость дыхания и фотосинтеза ячменя от снабжения его в песчаных культурах азотом, калием и фосфором, недостаток фосфатов, не изменяя нормы дыхания, сопровождается слегка повышенным фотосинтезом, ослабляющимся с возрастом растений.

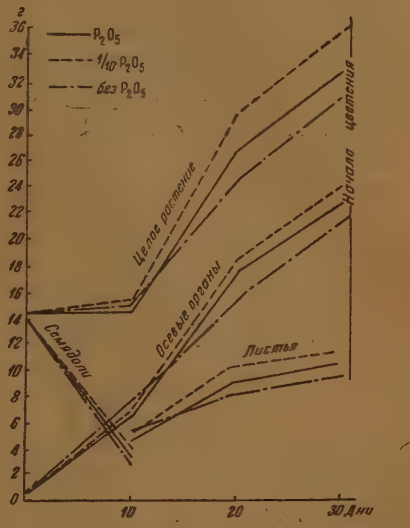
В связи с такими данными литературы мы ограничили свои наблюдения в опытах при нормальном освещении растений периодом развития последних лишь до начала цветения (в присутствии фосфатов).

Две серии опытов с одним сортом гороха, на одних и тех же питательных растворах, выполненные в один вегетационный сезон одновременно, но разными исполнителями, дали, как можно видеть из приводимых графических изображений, изменения сухого вещества (фиг. 3 и 4), несколько расходящиеся результаты как по конечному

количеству сухого вещества, так и по динамике его накопления и зависимости от дозировки фосфатов. В этих двух сериях опытов мы имели определенное различие условий лишь по состоянию посадочного материала. В одном случае (опыт Стром, фиг. 3) каждые 100 высаженных на питательные растворы проростков имели лишь 10 г сухого вещества, в другом случае (опыт Кузнецова, фиг. 4) соответствующий вес равнялся 14 г[1]. В первом случае накопление сухого вещества как во всем растении, так и в осевых органах (стебли и корни) и в листьях характеризуется последовательным нарастанием скорости этого накопления от первой декады к третьей. Во втором слу-



Фиг. 3. Сухой вес 100 экз. световых горохов, в граммах (опыт Стром)



Фиг. 4. Сухой вес 100 экз. световых горохов, в граммах (опыт Кузнецова)

чае наибольшая скорость накопления сухого вещества была во вторую декаду. В первую декаду увеличение сухого вещества не происходило на целое растение. Прирост сухого вещества вегетативной части растений уравновешивался расходом сухого вещества семядолей. В третью декаду прирост сухого вещества резко ослаблен, особенно в листьях. Расход сухого вещества семядолей был интенсивнее во втором опыте.

В отношении зависимости накопления растениями сухого вещества от снабжения их фосфатами в обоих опытах фосфатные растения были богаче сухим веществом. Но в то время, как в первом опыте большее количество сухого вещества имелось у растений, развивавшихся на растворах с полной дозой фосфатов, во втором опыте максимальное содержание сухого вещества имели растения на растворе с 0.1 фосфатов. Причины этих различий в двух одинаковых опытах

[1] Обращает на себя внимание значительно меньший вес сухого вещества посадочного материала, чем в темновом опыте, хотя семена и возраст проростков при посадке на растворы были одинаковыми. Это может быть обязано удалению при световом опыте семенных оболочек, которые задерживают экзосмос из семядолей ([3]). Об этом говорит заметно меньшее содержание общего азота в 100 высаживаемых проростках светового опыта (680 мг вместо 758 мг в темновом опыте).

остались невыясненными. Но это позволяет отметить, что говорить о недостатке фосфатного питания для растений при 0.1 дозы фосфатов в сменных через каждые 5 дней растворах не приходится. Скорее, пожалуй, имелся фосфатный перекорм при полной дозе фосфатов. Это будет яснее при рассмотрении в дальнейшем азотистого обмена. По внешнему виду растения были сильнее по 0.1 дозы фосфатов в обоих опытах. Общими чертами для обоих опытов было более сильное расходование сухого вещества семядолей при фосфатном голодании и меньшее накопление сухого вещества вегетативными частями. Нормальное освещение растений не ослабляло сколько-нибудь заметно расхода сухого вещества семядолей. Истощение семядолей было даже больше, чем у этиолированных проростков. Это усиление истощения при фосфатном голодании растений на свету также, повидимому, следует приписать повышенной проницаемости плазмы клеток семядолей в связи с повышенным распадом в них фосфатидов.

Углеводы. В первую декаду развития растений на питательных растворах сумма углеводов, несмотря на фотосинтез, снижается (табл. 13). При этом, как и у этиолированных растений, наибольшая

Таблица 13

Содержание углеводов в 100 целых растениях, в миллиграммах

Сроки	Растворимые				Нерастворимые			Сумма всех углеводов
	моносы	сахароза	мальтоза	сумма	Крахмал + декстр.	Клетчатка + гемицелл.	Сумма	
Исходная	24	401	408	833	3 131	1 984	5 115	5 949
Полная доза P_2O_5								
10 дней	609	744	381	1 735	889	2 338	3 127	4 869
20 »	683	828	820	2 331	1 085	5 410	6 495	8 826
30[2] »	940	1 062	1 075	3 076	1 159	9 734	10 893	13 962
0.1 P_2O_5								
10 дней	521	521	397	1 440	775	1 729	2 504	3 944
20 »	784	784	876	2 444	857	4 921	5 778	8 222
30[2] »	670	887	980	2 537	852	—[1]	—	—
Без P_2O_5								
10 дней	683	524	685	1 892	604	1 380	1 984	3 876
20 »	759	521	1 341	2 621	690	4 161	4 851	7 272
30[2] »	570	1 145	1 023	2 738	837	7 329	8 166	10 903

потеря углеводов наблюдается при исключении фосфатов из растворов. Во вторую декаду фотосинтез не только обеспечивает всю потребность в углеводах, но дает и значительный прирост их. При этом наибольший прирост суммы углеводов по 0.1 фосфатов (на 100 растений 4.28 г), наименьший (3.4 г на 100 растений) при полном выключении фосфатов из питательного раствора. Полная доза фосфатов в растворе дала прирост углеводов на 100 растений во вторую декаду 3.96 г.

[1] Парные определения разошлись для листьев: 1430 и 1226.

[2] Анализы углеводной группы 30-дневных растений выполнены Б. Г. Балабановым как здесь, так и в остальных случаях.

Это изменение в содержании углеводов в зависимости от снабжения фосфором согласуется с изменением сухого вещества (см. фиг. 3 и 4).

Из растворимых углеводов с возрастом (до 20 дней) увеличиваются в своем содержании моносахара. Особенно резкое возрастание их происходило в первую декаду. При этом ослабленное накопление моносахаров на 0.1 дозы фосфата в питательной смеси, а наибольшее в отсутствие фосфатов. Во второй период, наоборот, увеличенное накопление моносахаров именно 0.1 дозы фосфата, близкое — без фосфата и пониженное — на полной дозе фосфата. За третью декаду содержание моносахаров продолжает повышаться только на полной дозе P_2O_5. Чем меньше фосфата в распоряжении растений в третью декаду, тем меньше содержание моносахаров. Сахароза растет за первую декаду ослабленно на питательном растворе без фосфата и с частичным выключением его, причем во вторую декаду никакого прироста сахарозы не происходит в отсутствие фосфата, в то время как при наличии фосфата прирост сахарозы не прерывается.

Содержание сахарозы в последнюю декаду выше всего в растениях при фосфатном голодании, что прямо противоположно предыдущим возрастам, когда при фосфатном голодании было минимальное содержание сахарозы. Такое изменение в третью декаду обязано, несомненно, началу цветения фосфатных растений при отсутствии цветения у растений, не получавших фосфатов. Меньший прирост сахарозы у фосфатных растений при большом содержании в них моносахаров является характерным для начала мобилизации углеводов в связи с цветением.

Мальтозная фракция изменяется в содержании с возрастом, увеличиваясь в первый период развития лишь на питательном растворе без фосфата и оставаясь практически без изменений с полной дозой и 0.1 дозы фосфата. Во второй период наблюдается рост во всех случаях, но наибольший — при полном выключении фосфата. В третью декаду содержание мальтозы выравнивается. Сумма сахаров растет наиболее усиленно в первую декаду, причем, как и для моносахаров, этот рост остается по 0.1 фосфата. При полном исключении фосфата из питательной смеси содержание суммы сахаров во вторую декаду больше, чем при фосфатах. Крахмал и клетчатка накопляются с возрастом усиленно на полной дозе фосфата и ослабленно при выключении фосфата из питательной смеси, подчеркивая зависимость построения сложных углеводов от фосфатов. По сравнению с исходным содержанием крахмала его количество как в первый, так и во второй и даже в третий периоды развития сильно пониженное, особенно при выключении фосфата. Клетчатка успешно растет в своем содержании с самого начала, особенно при полной дозе фосфатов.

Изменения в содержании углеводов в зависимости от снабжения фосфатом на фоне различного возраста еще более, чем в целом растении, выражены по отдельным органам. Изменения в семядолях, естественно, во многом сходны с тем, что наблюдалось у этиолированных проростков, конечно, с некоторыми отличиями.

Сумма всех углеводов с возрастом во всех случаях резко снижается, причем наиболее сильно при фосфатном голодании растений (табл. 14). Таким образом в световом опыте, как и в темноте, фосфаты проявляют защитное действие при расходе запасных углеводов.

Из растворимых углеводов монозы отсутствуют по всем срокам. Сахароза резко снижается с возрастом, слабее при фосфатном голодании растений. Мальтоза также снижается с возрастом. На фоне различно-

го фосфатного питания мальтоза не проявляет сколько-нибудь закономерной зависимости за все время. Сумма сахаров изменяется так же, как и мальтоза. Нерастворимые углеводы — фракции крахмала и клетчатки — также резко снижаются с возрастом, причем выключение и недостаток фосфора и здесь постоянно усиливают это снижение.

Отмеченное защитное действие фосфатов проявляется главным образом при расходе запасных углеводов в нерастворимой форме.

Таблица 14

Содержание углеводов в семядолях 100 растений, в миллиграммах

Сроки	Растворимые				Нерастворимые			Сумма всех углеводов
	моносы	сахароза	мальтоза	сумма	крахмал + декстр.	клетчатка + гемицелл.	сумма	
Исходная	—	359	402.4	761.5	3 087	1 928	5 025	5 786
				Полная доза P_2O_5				
10 дней	—	137.9	138.7	276.6	611	664	1 275	1 551
20 »	—	30.4	90.0	120.4	377	499	875	996
				0.1 P_2O_5				
10 дней	—	179.0	86.1	265.2	604	556	1 161	1 426
20 »	—	31.1	71.2	102.3	385	392	778	880
				Без P_2O_5				
10 дней	—	237.7	116.0	353.7	479	477	956	1 310
20 »	—	38.6	93.3	131.9	246	246	493	623

В табл. 15 показаны изменения содержания углеводов с возрастом в зависимости от фосфатного питания в осевых частях (стебли и корни).

Сумма всех углеводов растет с возрастом, причем соответственно степени исключения фосфора ослабленно. Это достаточно хорошо согласуется с изменениями в нарастании сухого вещества (фиг. 3).

С возрастом увеличивается содержание моноз, причем сильнее при выключении фосфора из питательной смеси, но лишь до 20 дней. В последующую декаду при начале зацветания фосфатных растений содержание моноз у них выше. Сахароза также с возрастом увеличивается в содержании, но ее накопление резко ослаблено с выключением фосфора из питательной смеси. В последнюю декаду, по указанной уже причине, отношения и здесь обратны. Мальтозная фракция, как и сахароза, увеличивается с возрастом, но в противоположность сахарозе она сильнее накопляется при исключении фосфора. Начало цветения сказывается и на мальтозной фракции. Сумма сахаров увеличивается с возрастом во всех случаях, не проявляя особо стойкой зависимости от снабжения растений фосфатами.

Крахмальная фракция в первую декаду особенно резко повышается у растений с полной дозой фосфата. При снижении и исключении фосфора прирост крахмала ослабляется. Только в последнюю декаду при фосфатном голодании, где еще отсутствует цветение и мобилизация углеводов, содержание крахмала больше, чем при частичном

снабжении растений фосфатами, где под влиянием цветения происходит задержка синтеза запасных полисахаридов. Так же, как и крахмальная фракция, изменяется группа клетчатки и гемицеллюлоз, но здесь цветение фосфатных растений в третью декаду не замаскировало корреляции синтеза полисахаридов с наличием фосфатов.

Таблица 15

Содержание углеводов в осевых частях 100 растений, в миллиграммах

Сроки	Растворимые				Нерастворимые			Сумма всех углеводов
	моносы	сахароза	мальтоза	сумма	крахмал + декстр.	клетчатка + гемицелл.	сумма	
Исходная	24	42	6	72	44	56	100	172
Полная доза P_2O_5								
10 дней	363	330	128	821	150	1 189	1 339	2 160
20 »	601	477	189	1 265	396	3 984	4 380	5 645
30 »	723	712	703	2 138	606	8 274	8 880	11 018
0.1 P_2O_5								
10 дней	272.5	90	158.5	521	57	834	891	1 412
20 »	727	424	200.4	1 329	384	3 743	4 127	5 456
20 »	521	594	585	1 700	518	7 557	8 075	9 775
Без P_2O_5								
10 дней	411	99	280	790	56.5	734	789	1 579
20 »	747	244	551	1 542	311	3 148	3 459	5 001
30 »	449	745	618	1 812	553	5 914	6 467	8 279

Из табл. 16 видно, что сумма всех углеводов в листьях, как и в осевых органах, непрерывно увеличивается с возрастом; при выключении фосфора это накопление ослаблено, за исключением последнего срока, когда начинается мобилизация запасов углеводов у зацветающих фосфатных растений. Это изменение в содержании всех углеводов очень хорошо согласуется с изменением сухого вещества листьев (фиг. 3).

Моносахара с возрастом снижаются; снижение происходит лишь до 20 дней и сильнее при выключении фосфата из питательной среды. В третью декаду монозы снова повышаются, причем сильнее у фосфатных растений, мобилизующих свои запасы под влиянием цветения. Сахароза с возрастом растет; также и здесь исключение фосфатов задерживает рост сахарозы до начала зацветания фосфатных растений, когда синтез сахарозы у цветущих растений начинает отставать от гидролиза. Мальтозная фракция с возрастом увеличивается, причем ее рост усиливается очень стойко по всем срокам с выключением фосфата. Сумма сахаров накопляется в листьях с возрастом растений, в первый период развития сильнее при 0.1 дозы фосфата и без фосфата. Во второй и третий сроки резко выраженных различий по скорости накопления суммы сахаров в зависимости от дозирования фосфатного питания не наблюдается. Крахмальная фракция скопляется в листьях с возрастом в прямом отношении с дозировками фосфатного питания. Даже зацветание растений не нарушало этой зависимости. Так же изменяется группа клетчатки и сумма нераствори-

Таблица 16

Содержание углеводов в листьях 100 растений, в миллиграммах

Сроки	Растворимые				Нерастворимые			Сумма всех углеводов
	моносы	сахароза	мальтоза	сумма сахаров	крахмал + декстр.	клетчатка + гемицелл.	сумма	
	Полная доза P_2O_5							
10 дней	247	277	114	638	128	385.4	513	1 181
20 »	82	321	541	944	312	927	1 239	2 114
30 »	216	350	372	938	553	1 460	2 013	2 951
	0.1 P_2O_5							
10 дней	299	252	153	703	114	339	453	1 106
20 »	57.4	351	605	1 013	188	786	974	1 987
30 »	149	293	395	837	334	1 328 (?)	1 662	2 499
	Без P_2O_5							
10 дней	272	187	230	758	69	169.5	238	996
20 »	12.4	238	697	946.98	133.4	767	800.5	1 747
30 »	121	399.7	405	925	285	1 415	1 699	2 625

мых углеводов, т. е. имеется та же закономерность, что и в осевых органах.

Изменения в углеводной группе растений в естественных условиях освещения обнаруживают, таким образом, значительно более широко и ясно выраженную зависимость от фосфатов, чем соответствующие изменения у этиолированных проростков.

Помимо клетчатки вполне ясное усиление синтеза под влиянием фосфатов обнаруживается на крахмале и сахарозе. Только при зацветании растений, в связи с мобилизацией углеводов, прямая зависимость построения сахарозы и крахмала от фосфатов нарушается в осевых органах, а в листьях это нарушение касается лишь сахарозы. Наряду с усилением синтеза сложных углеводов фосфаты, в условиях естественного освещения растений, как и у этиолированных проростков, ослабляли расходование углеводов запасных тканей; это следует и здесь поставить в связь с ослаблением фильтрующей способности плазмы вследствие повышенного распада фосфатидов.

Азотистые вещества растений при естественном освещении

В условиях нормального освещения наибольшее накопление азота в растениях имелось при 0.1 фосфатов [1]. Полная доза фосфатов обусловливала минимальное содержание азота в растениях, меньшее даже, чем при полном фосфатном голодании (табл. 17). Повышенное процентное содержание азота при фосфатном голодании томатов отмечал еще в 1927 г. Мак-Джилливрей ([27]). Подтверждение этого факта на других растениях имеет серьезное практическое значение, так как доказывает, что дозировкой фосфатных удобрений возможно регулировать поглощение растением азота, избыточное накопление которого в растениях во многих случаях играет в производстве отрица-

[1] При определении общего азота в световых растениях, питавшихся нитратами, сжигание по Кьельдалю производилось с добавлением фенол-серной кислоты.

Таблица 17

Формы азота в целых растениях при нормальном освещении

Сроки	P_2O_5	Содержание азота, в мг на 100 растений						В проц. от общего	
		общего	белков	амин.	амидн.	аммиачн.	остат.	белков.	раствор.
Исходная	—	679.65	501.00	42.59	29.26	5.95	100.84	73.71	26.29
		Полная доза P_2O_5							
10 дней	220	772.19	448.74	90.13	62.51	18.18	152.63	58.71	41.89
20 »	580	868.08	681.82	27.02	65.77	14.35	79.11	78.86	21.14
30 »	726	986.36	753.39	26.80	54.74	14.99	96.75	80.46	19.54
		0.1 P_2O_5							
10 дней	200	813.43	475.61	97.00	51.90	22.22	166.41	58.47	41.53
20 »	388	1038.8	778.38	32.04	71.03	9.92	142.44	75.93	24.07
30 »	329	1121.7	907.59	30.91	57.13	17.00	99.06	81.48	18.52
		Без P_2O_5							
10 дней	145	814.28	452.39	93.25	57.86	30.53	173.59	55.55	44.45
20 »	170	956.76	680.80	60.73	72.67	8.36	133.92	72.06	27.94
30 »	109	1025.48	771.70	50.81	59.27	13.79	131.51	75.25	24.75

тельную роль (задержка плодоношения и созревания, уменьшение сахаристости и крахмалистости конечного продукта, вредный азот свекловицы и снижающий качество избыток азота у табака).

Белковый азот как по абсолютному количеству, так и по проценту к общему азоту за первую декаду развития растений на растворах убывает в своем содержании. Фотосинтез в эту стадию еще недостаточно развит, чтобы обеспечить необходимым материалом процесс построения белков в размерах, превышающих их распад в запасных органах. Общее содержание углеводов, как мы видели (табл. 13), снижается в это время. Влияние фосфатного голодания на этой ранней стадии обнаруживается пониженным процентом белкового азота от общего при полном исключении фосфата из питательных растворов. Различие в содержании фосфора у растений этой стадии развития на растворах с полным и уменьшенным содержанием фосфатов незначительно. В дальнейшем различие в содержании фосфора в растениях с различным фосфатным питанием нарастает, и вместе с этим становится ясным различие в построении белков растениями.

По абсолютному количеству, соответственно размерам поступления азота из внешней среды, наибольший синтез белков происходит в растениях с уменьшенной дозой фосфатов. При полной дозе фосфатов абсолютное содержание белков в растениях пониженное, соответственно пониженному поступлению в них азота. При этом во вторую декаду абсолютное содержание белков при полном фосфатном снабжении такое же, как и при полном фосфатном голодании, а в третью декаду растения, максимально снабжавшиеся фосфатами, имели абсолютное содержание белков даже несколько меньше, чем у растений при полном фосфатном голодании.

Если об энергии синтеза белков судить по величине процентного

содержания белкового азота от общего, то во всех случаях она возрастает от начала до конца пребывания растений на растворах.

Влияние фосфатов на энергию синтеза белков выражается прямой зависимостью между ними во все периоды опыта, за исключением третьей декады, когда в связи с зацветанием растений и началом мобилизации в них запасных веществ энергия синтеза белков по полной дозе фосфатов выравнялась или даже стала несколько ниже, чем по 0.1 дозы фосфатов.

Эти факты позволяют сделать заключение, что абсолютное содержание белков находится в прямой зависимости от поступления азота из внешней среды. Поскольку полная доза фосфатов тормозит это поступление, абсолютное содержание в растениях белкового азота пониженное. Энергия синтеза белков, выражаемая соотношением белкового и небелкового азота, тем выше, чем больше фосфора в распоряжении растения.

Соответственно изменениям белкового азота растворимые формы азота возрастают в первую декаду и значительно снижаются в последующие сроки развития, за исключением аммиака в третью декаду и остаточного азота[1] у растений, развивающихся на полной дозе фосфата. Содержание в растениях растворимых форм азота (кроме аммиака) тем больше за вторую и третью декаду, чем меньше в распоряжении растений фосфора.

Из растворимых форм азота наиболее ясная зависимость от фосфатного питания растений обнаруживается на аминном азоте и на так называемом остаточном, в состав которого помимо азота оснований входит в данном случае и азот нитратов. Обе эти фракции азота (аминная и остаточная) возрастают при фосфатном голодании растений и даже при ограничении фосфатного питания. Это стоит в полном соответствии с энергией построения белков, но не с количеством растворимых углеводов (табл. 13). При фосфатном голодании и даже при ограничении фосфатного питания растений в условиях естественного освещения, определяющим энергию построения белков фактором являются не углеводы и не количество общего азота, имеющиеся в распоряжении растений.

По Экерсон ([26]), при фосфатном голодании томатных растений выпадает активность редуказы, что отмечал также и Крайбилл ([30]); в результате этого, по мнению Экерсон, поступающий в растения азот нитратов не используется для органического синтеза. Накопление неиспользованных нитратов в растениях при фосфатном голодании гречихи и сахарной свеклы наблюдалось в последнее время Турчиным ([16]). Повышенное содержание в растениях (листья пшеницы), при недостатке фосфора, наряду с растворимыми органическими азотистыми соединениями также и нитратов, отмечается и работой Ричардса и Темпельмена ([41]), которые, однако, вполне резонно считают, что первичным симптомом дезорганизации метаболизма азота при фосфатном голодании является не инактивность редуказы, а отсутствие условий для построения сложных молекул из простых органических соединений азота. Накопление аминного азота при недостатке фосфатов не может зависеть от ослабления активности редуказы. В наших опытах с горохом повышенное содержание при фосфатном голодании фракции остаточного азота свидетельствует о возможности скопле-

[1] Во фракцию остаточного азота помимо азота оснований, как в опыте с этиолированными проростками, входит и нитратный азот, не определявшийся отдельно.

ния нитратов, так как в отсутствии нитратного питания у этиолированного гороха эта фракция азота не только не была повышенной, при недостатке фосфатов, но, наоборот, резко сниженной (табл. 8). Однако накопление при недостатке у растений фосфора также и моноаминокислот заставляет, согласно с представлением Ричардса и Темпельмена, считать, что ослабление энергии построения белков при фосфатном голодании гороха обязано не только понижению редукции нитратов.

Обращаясь к превращениям азотистых соединений в отдельных органах растения, в зависимости от фосфатного питания, прежде всего остановимся на семядолях, которые анализировались лишь в первый период пребывания растений на растворах, так как в дальнейшем они отпадали. Как показывает табл. 18, относительное и абсолютное содержание белковых веществ больше в семядолях растений на фосфатах; наряду с этим и основные формы растворимого азота (аминный, амидный и остаточный) понижены в семядолях растений, не получавших фосфатов. Фосфатное голодание растений создает условия для усиленного опорожнения семядолей в связи с усиленным распадом фосфатидов и повышением благодаря этому проницаемости плазменных оболочек. В связи с этим отток общего азота из семядолей — заметно усиленный у растений, не получавших фосфатов. Повышенный отток растворимых форм азота создает благоприятные условия для протеолиза в семядолях. Наряду с этим и сами фосфатиды не безразличны для распада белков. По данным Веслера-Гилл [цит. по Фердману, стр. 58 (17)], фосфатиды действуют предохраняющим образом на распад белков в организме.

Таким образом фосфор за известным пределом концентрации в питательном растворе тормозит как поступление азота из внешней среды, так и использование запасного азота, поскольку поступающий фосфор определяет количество фосфатидов в растении.

Таблица 18

Семядоли зеленых растений при нормальном освещении

	Содержание азота в мг на 100 проростков						В проц. от общ. азота	
	общего	белков.	амин.	амид.	аммиачн.	остат.	белков.	раствор.
Исходная	640.44	481.62	35.03	25.68	5.16	9?.94	75.20	24.80
P_2O_5	193.83	74.23	(43.42)	13.53	(7.93)	54.62	89.67	60.33
0.1 P_2O_5	205.10	83.34	44.23	13.43	(9.58)	54.52	40.02	59.98
Без P_2O_5	154.12	58.69	37.14	(11.15)	4.41	42.71	37.7	62.30

Примечание. Взятые в скобки цифры относятся к случаям расхождения парных определений за принятый предел для погрешности. Это относится и к следующим таблицам.

В вегетативных частях растений, в осевых органах (табл. 19) и в листьях (табл. 20), относительное содержание белкового азота (в процентах от общего) на всех стадиях развития понижено при отсутствии фосфора в питательной среде. Здесь так же и даже несколько выразительнее, чем на целых растениях, фосфатное голодание сопро-

Таблица 19

Осевые органы зеленых растений при нормальном освещении

Сроки	P_2O_5	Содержание азота на 100 растений, в мг						В % от общего азота	
		общего	белков.	амин.	амид.	аммиачн.	остат.	белков.	раствор.
Исходная	24	39.21	19.38	7.56	3.58	0.78	7.90	49.42	50.58
		Полная доза P_2O_5							
10 дней	133	293.13	153.25	32.97	28.35	6.99	71.57	52.27	47.73
20 »	424	459.48	338.06	21.09	45.66	7.87	46.79	73.58	26.09
30 »	362	358.21	416.56	18.01	35.92	10.23	67.49	77.40	22.60
		0.1 P_2O_5							
10 дней	122	300.78	156.22	30.41	27.64	9.22	77.30	51.93	48.07
20 »	216	548.66	365.04	25.08	48.88	8.42	101.24	66.66	33.34
30 »	113	634.67	489.60	21.20	36.27	11.74	65.86	77.14	22.86
		Без P_2O_5							
10 дней	68	312.59	149.18	29.93	29.86	(9.58)	97.09	47.26	52.74
20 »	94	528.31	336.66	48.08	41.41	7.14	95.99	63.53	37.07
30 »	40	599.03	427.22	40.07	33.09	9.45	89.21	70.10	29.90

вождается пониженной энергией синтеза белков во всех возрастах. Ослабленное фосфатное питание лишь в осевых органах и главным образом лишь за вторую декаду дает ясно сниженную энергию образования белков. В листьях не проявляется практически существенных различий в энергии синтеза белков по полному и сниженному фосфатному питанию. При этом следует отметить, что различие в содержании фосфора в листьях по полному и сниженному питанию растений фосфатами значительно меньшее, чем в осевых органах. Энергия же синтеза белков в листьях значительно выше, чем в осевых органах, особенно за первые две декады.

Сравнивая абсолютные величины общего и белкового азота в осевых органах и в листьях, прежде всего приходится отметить большее содержание общего азота в осевых органах, чем в листьях, причем в первых содержание общего N непрерывно растет до уборки растений, в листьях же этот рост прекращается к 20-дневному сроку. Остановку накопления азота в листьях мы склонны рассматривать как симптом подготовки растения к плодоношению ([15]). Абсолютное содержание белкового азота больше в листьях, чем в осевых органах, но лишь за первые две декады. В третью декаду создается обратное отношение по белковому азоту у листьев и осевых органов в связи с тем, что в листьях происходит не только остановка синтеза белков, но и усиленный распад их (полная доза фосфатов), как явление, сопутствующее зацветанию растений и возрастным изменениям ([15]). Что касается влияния фосфатного питания на абсолютное содержание общего и белкового N в вегетативных частях растений, то оно такого же порядка, как отмечалось и для целых растений, но более резко

Таблица 20

Листья нормальных растений

Сроки	P_2O_5	Содержание азота на 100 растений, в мг						В % от общего азота	
		общего	белков.	амин.	амид.	аммиачн.	остат.	белков.	раствор.
Полная доза P_2O_5									
10 дней	87	285.23	221.26	13.74	20.58	3.21	26.44	77.57	22.43
20 »	156	408.60	343.76	(5.92)	20.12	6.49	32.32	84.13	15.87
30 »	364	398.08	336.83	8.77	18.82	4.76	29.27	84.61	15.39
0.1 P_2O_5									
10 дней	81	307.55	233.04	(22.37)	10.83	3.42	34.60	76.85	23.15
20 »	122	485.14	413.34	(6.96)	22.15	1.50	41.20	85.20	14.80
30 »	216	487.03	418.00	9.72	20.86	5.26	33.20	85.82	14.12
Без P_2O_5									
10 дней	77	347.57	244.52	26.17	16.55	16.54	43.79	70.35	29.65
20 »	76	428.20	345.14	12.64	31.26	1.23	37.93	80.60	19.40
30 »	69	426.45	344.49	10.74	26.19	4.33	42.30	80.40	18.60

выражено. Наибольшее абсолютное содержание общего и белкового азота — при ограниченном фосфатном питании (0.1P_2O_5) и минимальное — при полном фосфатном питании. Лишь первая декада развития на растворах, когда еще не истощены у растений собственные запасы фосфатов, дала некоторое уклонение, выразившееся в максимальном содержании общего азота в листьях и в осевых органах на бесфосфатных растворах. Такое же уклонение в отношении белкового азота проявляется в эту стадию лишь на листьях.

Сопоставляя изменения белкового азота с изменениями углеводов, как общей суммой их, так и растворимых фракций, можно отметить, что в данном случае решающее значение для превращения белков принадлежит не углеводам, поскольку содержание последних благодаря фотосинтезу имелось в избыточном количестве.

Ограничение образования абсолютного количества белков на растворах с полной фосфатной дозой происходит вследствие задержки поступления азота из внешнего раствора. На бесфосфатных растворах накопление абсолютного количества белков, несмотря на достаточное поглощение растениями азота, ослаблено пониженной энергией синтетической способности растений. На растворах с 0.1 P_2O_5 энергия синтеза белков у растений приблизительно такая же, как на растворах с полной дозой фосфатов, но поступление азота из внешнего раствора не тормозится благодаря пониженной концентрации фосфата. Это создает условия для максимального накопления абсолютных количеств белка в растениях.

Поскольку накопление органического вещества в процессе фотосинтеза было больше у фосфатных растений (фиг. 3 и 4), несмотря на повышенную энергию синтеза белков у фосфатных растений и на большее абсолютное накопление белкового азота при пониженном фосфатном питании (0.1 P_2O_5), процент белкового N на сухое

вещество был максимальным в листьях и осевых органах растений при полном фосфатном голодании.

	10 дней		20 дней		30 дней	
	листья %	осевые орг. %	листья %	осевые орг. %	листья %	осевые орг. %
P_2O_5	6.52	3.85	4.34	2.69	3.88	2.05
0.1 P_2O_5 . . .	6.49	4.04	4.53	2.95	4.23	2.72
Без P_2O_5 . . .	6.77	8.98	4.88	3.41	4.61	2.67

Растворимый азот представлен всеми его фракциями в осевых органах, как проводящих путях, в значительно больших количествах, чем в листьях,— местах потребления. Преобладает во всех случаях фракция остаточного азота, состоящая из азота оснований и нитратного. Далее в порядке количественного снижения содержания идут амидный, аминокислотный и аммиачный азот.

Так же, как и на целых растениях, фосфатное голодание выражается в листьях и осевых органах повышением содержания аминного и остаточного азота. В листьях, в отличие от целых растений и осевых органов, такую же зависимость проявляет и амидный азот. Накопление амидного азота в листьях при фосфатном голодании происходит в значительно большем размере, чем накопление аминного азота. Таким образом наблюдения Ричардса и Темпельмана, сделанные на листьях пшеницы, подтверждаются и на листьях гороха. В осевых органах амидный азот, содержащийся в значительно больших количествах, чем в листьях, не увеличивается при фосфатном голодании. Аммиачный азот не имеет выраженной зависимости от фосфатного питания ни в осевых органах, ни в листьях.

Результаты

1. Усиленный расход сухого вещества этиолированных проростков при фосфатном голодании связан, повидимому, с повышенным экзосмосом, вследствие усиленного распада фосфатидов. Соответственно повышенному расходу сухого вещества при фосфатном голодании увеличен и расход углеводов, но по абсолютной величине расход последних меньше. Коэффициент использования запасных веществ, выражаемый величиной отношений прироста сухого вещества в вегетативных частях к общему расходу сухого вещества, снижается по мере усиления фосфатного голодания этиолированных проростков.

2. Пониженное содержание суммы углеводов у этиолированных проростков гороха при развитии их на растворах без фосфатов связано с усиленным гидролизом запасов крахмала и клетчатки до растворимых углеводов, экзосмирующих через обедненную фосфатидами плазму и являющихся в форме моносахаров обычным дыхательным материалом.

3. Влияние фосфатов на процессы синтеза у этиолированных проростков проявляется в ослабленном нарастании клетчатки в вегетативных частях проростков при выключении из питательного раствора

фосфатов. На сахарозе этиолированных проростков такое влияние фосфатов проявляется слабее, становясь заметным лишь в позднем периоде.

4. На обмене азотистых веществ этиолированных проростков гороха отсутствие фосфатов в питательном растворе сказывается некоторым ослаблением перемещения азотистых соединений из запасной ткани семядолей в вегетативные органы, понижая тем самым регенерацию белков в последних. Отношение белкового N к аминному в вегетативных органах снижено при выключении фосфатов из питательного раствора. В позднюю стадию голодания этиолированных проростков гороха отсутствие в питательном растворе фосфатов усиливало распад белков вегетативных органов.

5. В условиях естественного освещения растений фосфатное голодание тормозило образование в них сухого вещества. Расход запасных веществ семядолей в этих условиях был не меньше, чем у этиолированных проростков. Положительное влияние фосфатов на синтетическую деятельность растений по углеводной группе со всей определенностью выявляется не только на общем содержании углеводов и на полисахаридах (крахмал и клетчатка), содержание которых в отсутствие фосфатов сниженное, но с такой же определенностью и на сахарозе, количество которой до начала цветения выше у фосфатных растений. Так как бесфосфатные растения не зацветают и так как цветение связано с мобилизацией углеводов, ослабляющей проявление синтетической деятельности, то в период зацветания фосфатных растений они имели, естественно, сниженное содержание сахарозы по сравнению с бесфосфатными растениями.

6. На поступление в растения нитратного азота полное фосфатное питание действовало задерживающим образом. Содержание азота в растениях по полной дозе фосфатов было меньше, чем при фосфатном голодании растений. Максимум абсолютного накопления N имелся у растений на растворах с уменьшенной дозой фосфатов (0.1). Соответственно поступлению азота в растения менялось и абсолютное содержание в них белкового азота. Но энергия образования белков, выражающаяся процентом белкового азота от общего, была тем выше, чем полнее растения обеспечены фосфатом. Эта зависимость хорошо видна как на целых растениях, так особенно на листьях и осевых органах.

7. На растворимых формах азота фосфатное голодание сказывается повышенным содержанием аминного и остаточного азота (основания+нитраты). В листьях такую же зависимость проявляет и амидный азот, но в еще более резкой форме, чем аминный. На аммиачном азоте дозировка фосфатного питания не имела отражения ни у нормальных растений, ни у этиолированных проростков.

8. Влияние фосфатов на азотный обмен было в значительной мере независимым от углеводного обмена как в темноте, так и на свету; происходившие сдвиги в углеводном обмене были еще недостаточны для резкого проявления этой зависимости. Проявление этой зависимости выразилось лишь в падении энергии синтеза белка и в усилении его распада в вегетативных частях этиолированных проростков при выключении фосфатов, сопровождавшемся пониженным содержанием углеводов.

Институт удобрений
и инсектофунгисидов

Поступило
31. VIII. 1937

ЛИТЕРАТУРА

[1] Залесский В. К., Превращения и роль соединений фосфора в растениях, Харьков, 1912.
[2] Залесский и Рейнгард, Bioch. Ztschr., 27, 450, 1910.
[3] Залесский и Мордкин, Bioch. Ztschr., 195, 415, 1928.
[4] Иванов Л. А., О превращении фосфора в растениях, 1905.
[5] Иванов Л. А., Bioch. Ztschr., 25, 171, 1910.
[6] Кизель А. Р., Практическое руководство по биохимии растений, 1934.
[7] Крайнев С. И., Труды Краснодарского с.-х. ин-та, вып. 6, 1937.
[8] Лебедев и Диканова, H. S. Ztschr., 231, 271, 1935.
[9] Опарин и Курсанов, Bioch. Ztschr., 239, 1, 1931.
[10] Прянишников Д. Н., Статьи и научные работы. Юбил. сборник, т. II, 1928.
[11] Прянишников Д. Н., Naturwissenschaften in der Sowiet-Union, 1929.
[12] Сисакян Н. М., Биохимия, т. I, вып. 3, 301, 1936.
[13] Смирнов А. И., Bioch. Ztschr., 137, 1, 1923.
[14] Смирнов А. И., Bioch. Ztschr., 155, 1, 19.5.
[15] Смирнов и сотрудники, Planta, 6, 687, 1928.
[16] Турчин Ф. В., Ztschr. f. Pflanzenernähr. u. Düng., 44, 65, 1936.
[17] Фердман Д. Л., Биохимия фосфорных соединений, Киев, Госмедиздат, 1935.
[18] Шулов И. С., Исслед. в области физиол. питания, Москва, 1913.
[19] Щербаков А. П., Влияние калия на углеводный обмен, Изв. АН СССР, серия биологич., № 2, 1938.
[20] Энгельгардт В. А., Изв. АН СССР, серия биологич., № 4, 647, 1936.
[21] Barrenscheen und Albers, Bioch. Ztschr., 197, 281, 1928.
[22] Barrenscheen und Pany, Bioch. Ztschr., 219, 363, 1930.
[23] Barton Wright, Recent Advances in Plant Physiol., 2 ed., 1933.
[24] Burkard und Neuburg, Bioch. Ztschr., 270, 229, 1934.
[25] Cockefair E. A., Amer. Journ. Bot., 18, 582, 1931; Die Phosphorsaüre, 3,548, 1933.
[26] Ekerson S., Contributions from Boyce Thompson Instit., v. 3, 2, 1931.
[27] Mc Gillivray J. H., Journ. of Agric. Res., 34, № 2, 97, 1927.
[28] Gregory and Richards, Ann. Bot., 43, 119, 1929.
[29] Jones W. W., Plant Physiol., 11, 565, 1936.
[30] Kraybill H. R., Indus. and Eng. Chem., 22, 275, 1930.
[31] Lyon C. J., Amer. Journ. of Bot., 14, 274, 1927.
[32] Mc Anally R. A. and Mc Lean J. S., Bio. J., 29, 1872, 1935.
[33] Malfitano et Catoire, Ann. des ferments, 3, 52, 1937.
[34] Meyerhof und K. Matuoka, Bioch. Ztschr., 156, 1924.
[35] Mothes K., Fortschr. d. Bot., 5, 215, 1925.
[36] Murnek A. E., Plant Physiol., 10, 447, 1935.
[37] Nightingale G. T., The Bot. Rev., III, 85, 1937.
[38] Paech K., Planta, 24, 78, 1935.
[39] Pasternak Th., Helvetica Chimica Acta, v. 18, 1351, 1935.
[40] Reifenberg A. und Frankental L., Bioch. Ztschr., 220, 473, 1930.
[41] Richards and Templeman, Ann. Bot., 50, 367, 1936.
[42] Robinson K., Ann. Rev. of Bioch., v. 5, 181, 1936.
[43] Samec M. H., S. Ztschr., 203, 16, 117, 1931; 213, 63, 1932; 223, 76, 1933.
[44] Stuart N. W., Plant Physiol., 10, 135, 1935.
[45] Warburg und Munco Yabusoe, Bioch. Ztschr., 146, 380, 1924.
[46] Wetzel K., Ergebnisse d. Biologie, Bd. VII u. X.
[47] Weissflog und Mengdehl, Planta, 19, 155—271, 1933.

A. SMIRNOV, E. STROM a. S. KUZNETZOV. VARIATIONS OF CARBOHYDRATE AND NITROGEN METABOLISM IN HIGHER PLANTS IN RELATION TO PHOSPHATES

SUMMARY

The aim of this work was to trace the changes in the transformations of carbohydrates and of nitrogenous compounds in plants in relation to variations of the phosphate nutrition of same. Experiments were carried out on water cultures with varied nutrient salts mixtures. Peas served as experimental object. Cultures were raised in the dark and also in light in order to ascertain the effect of phosphates both on the destructive and the synthetic processes. Analysis of the plants

was calculated for separate organs, which enabled us to form an idea as to the effect of phosphates on the transfer of substances in the plant. We can indicate as the chief results:

1. The intensified expenditure of dry substance in etiolated seedlings under the conditions of phosphate starvation is connected with an increase of exosmosis, due to an intensified desintegration of phosphatides. In accordance with the increased expenditure of dry substance, the expenditure of carbohydrates is also higher, but it is considerably lower in absolute amounts, than the expenditure of dry matter. The quotient of utilization of stored substances as experienced by the value of the ratio between the dry matter increment in the vegetative parts and the total expenditure of dry matter, falls as the phosphate deficiency of the etiolated seedlings is increased.

2. The lowered total carbohydrates content in the etiolated seedlings of peas, developing in solutions without phosphates, is connected with an increased rate of hydrolysis of the stores of starch and cellulose to soluble carbohydrated diffusing out through the plasma, depleted in phosphatides, and serving as the usual respiratory material in the form of monoses.

3. The effect of phosphates on the synthetic processes in etiolated seedlings is indicated by the lowered rate of increase of the cellulose content in the vegetative parts of the seedlings, when phosphates are excluded from the nutrient medium. A similar effect of phosphates on the saccharose content of etiolated seedlings is less marked, becoming noticeable only in the later stages of phosphate starvation.

4. The absence of phosphates in the nutrient medium affects the metabolism of nitrogenous substances of the etiolated pea seedlings in that, it causes a certain inhibition of the migration of nitrogenous substances from the stock contained in the tissue of the cotyledons to the vegetative organs and reduces these regeneration of proteins in the vegetative organs. The ratio of protein nitrogen to aminonitrogen in the vegetative organs decreases when phosphates are excluded from the nutrient solution. In the later stage of carbohydrate starvation the absence of phosphates in the nutrient solution increases protein disintegration in the vegetative organs.

5. Under natural conditions of illumination, phosphate starvation inhibited the formation of dry substance in the plants. The positive effect of phosphates on the synthetic activity of plants with regard to carbohydrates is quite definitely manifested not only in the total content of carbohydrates and in the polysaccharides (starch and cellulose), the content of which is lowered in the absence of phosphates, but it is as clearly shown by the saccharose, the quantity of which is higher in phosphate plants before the beginning of flowering. As the phosphate deficient plants did not bloom and as flowering is connected with the mobilization of carbohydrates, thereby counteracting the manifestation of synthetic activity, the phosphate plants had, in the period of blooming, a naturally decreased content of saccharose as compared with phosphate deficient plants.

6. Adequate phosphate supply acted in an inhibitory way on the absorption of nutrient nitrogen by the plant. The nitrogen content of plants on an adequate phosphate supply was lower than in plants suffering from a phosphate deficiency. The maximum of wearened-nitrogen storage was observed in plants grown in solutions with a reduced dose of phosphates (0.1). Corresponding to the absorption of nitrogen by the plants, their absolute content of protein nitrogen was

also altered. However the capacity for protein formation, as expressed by the percentage content of protein nitrogen to total nitrogen, was the higher the better the plants were supplied with phosphate. This relation is evident in whole plants, but especially in leaves and axial organs.

7. With regard to soluble forms of nitrogen phosphate starvation results in an increased content of amino- and residual nitrogen (bases-nitrates). In the leaves amide nitrogen also behaves in a similar way, but the effect is even more pronounced than with amino-nitrogen. The level of phosphate supply did not affect the ammonia nitrogen, either in normal plants or in etiolated seedlings.

8. The effect of phosphates on the nitrogen metabolism was largely independent of carbohydrate metabolism both in the dark and in light; the shifts which occurred in the carbohydrate metabolism were too small to be considered as a dear indication of such a dependence. This dependence was only evident in a drop in the energy of protein synthesis and in an increase of protein desintegration in the vegetative parts of etiolated seedlings under the conditions of phosphate starvation when the content of carbohydrates is reduced.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. Н. СМИРНОВ и Т. ДАРКАНБАЕВ

ВЛИЯНИЕ ФОСФАТОВ НА АКТИВНОСТЬ АМИЛАЗЫ ГОРОХА

(*Представлено академиком* А. И. Бахом)

Задачей исследования являлось проследить влияние фосфатов на активность амилазы в живых растениях и в автолитической смеси. Действие фосфатов на амилазу живых растений изучалось на водных культурах гороха при различных дозировках фосфатного питания. Учет активности фермента производился на различных стадиях развития растений в естественных условиях освещения и в темноте. Для автолитических опытов использованы растения, росшие при фосфатном голодании. Влияние фосфатов на активность амилазы гороха было отрицательным как в опытах питания фосфатами живых растений, независимо от освещения, так и в опытах внесения различных количеств фосфатов в автолитическую смесь. На живых растениях это влияние фосфатов было более выраженным, чем в автолитических смесях.

Проводившееся нами ([4]) изучение зависимости от фосфатного питания обмена веществ у этиолированных проростков и у нормальных зеленых растений гороха естественно, выдвигало вопрос о влиянии фосфатов на активность ферментов, в частности на активность амилазы запасных тканей (семядолей) и вегетативных органов (осевые части и листья).

По многочисленным данным А. И. Опарина и его сотрудников ([3]), активность амилазы как вне живой клетки, так и в живых растениях определяется размером адсорбции ее на нерастворимых коллоидных образованиях таким образом, что с возрастанием адсорбции активность фермента снижается. Такое же представление было высказано недавно, уже после окончания нашей работы, индийскими исследователями K. V. Giri и A. Sreenivasan ([9]), изучавшими амилазную систему рисовых семян при их созревании и прорастании. Возрастание активности амилазы при прорастании семян обязано, по их мнению, переведению фермента из адсорбированного, неактивного состояния в легко экстрагируемую водой свободную активную форму. Особенно же интересным для нас является представление, что повышение растворимости амилазы в воде при прорастании риса происходит отчасти под влиянием накопления фосфатов в результате гидролиза фосфорорганических соединений фосфатазой семян. Эта мысль подкрепляется тем, что при созревании семян, когда фосфаты переводятся в запасную форму органических соединений, растворимость в воде амилазы падает, сопровождаясь снижением активности водной вытяжки. Фосфатная же вытяжка из спелых семян, дающих неактивную водную вытяжку, обладает активным амилолитическим действием (как сахарифицирующим, так и декстринирующим).

Согласно с этим следовало бы ожидать повышения активности амилазы растений под влиянием фосфатного питания. Однако работы более раннего времени не позволяли иметь в этом прочной уверенности. Так, по Bang и Lisbonne (5), фосфаты могут тормозить проявление действия амилазы. По Oppenheimer (5), фосфат-амализа очень мало активна. Задерживающее действие фосфатов на амилазное действие водной вытяжки из пшеничных семян наблюдалось в одной из прежних работ, выполнявшихся по заданию и под руководством А. И. Смирнова по вопросу о роли зольных элементов в растении (2). По Willstätter (5), нет различий в действии фосфатного и ацетатного буфера на амилазу при одинаковом pH. Из работы Myrbäc (7) следует, что фосфаты вообще не действуют на активность амилазы.

Методика

Опытным материалом служит горох (сорт «Ирландец»), развивающийся в темноте и при естественном освещении на растворах питательных солей с полной дозой фосфатов (1.27 м. молей в 1 л), с уменьшенной в десять раз дозой (0.127 м. моля в 1 л) и при полном выключении фосфатов из питательных растворов. Поскольку метод выращивания гороха и состав питательных растворов уже описаны в другом сообщении (4), останавливаться здесь на этом излишне.

Активность амилазы как опытного, так и исходного материала (при высадке проростков на питательные растворы) учитывалась в водной вытяжке отдельно в семядолях, в осевых частях (стебель и корень) и в листьях. В материале, росшем при естественном освещении, определения амилазы производились на 7, 15 и 31-й день, а у этиолированных проростков на 5, 10 и 20-й день, считая с момента высадки проростков на питательные растворы.

Для получения водного раствора амилазы определенная навеска свежего органа растения, измельченного предварительно ножницами, растиралась в фарфоровой ступке с прокаленным кварцевым песком, в присутствии 10 мл раствора ацетатного буфера с pH = 5.9. Хорошо растертая полужидкая масса количественно смывалась в эрленмейеровскую колбу дестиллированной водой при соблюдении соотношения сырого веса материала к объему приливаемой жидкости 10 : 50. Экстрагирование продолжалось в течение 16 часов при комнатной температуре в присутствии толуола. После этого экстракт отфильтровывали через стеклянный фильтр (нуч) № 3 под вакуумом. Полученная прозрачная жидкость и применялась как препарат фермента. В качестве субстрата пользовались свежеприготовленным 1.5% раствором продажного растворимого крахмала. Реакционная колба содержала 20 мл раствора крахмала +5 мл раствора ацетатного буфера с pH = 5.9 и 5 мл раствора фермента. Ферментная реакция велась в термостате при температуре 37° ровно 2 часа, причем составные части реакционной колбы, до прибавления к ним раствора фермента, предварительно доводились до этой температуры.

Параллельно с опытными готовились две контрольные колбы; в них непосредственно после прибавления ферментного раствора производилось инактивирование фермента крепким спиртом, доводя его концентрацию в реакционной среде до 70%. По истечении указанного срока действия фермента опытные колбы вынимались из термостата и к ним также приливался спирт в указанном выше количестве. Этим достигалось инактивирование фермента и одновременно осаждение

неизмененного крахмала и сложных декстринов. На другой день содержимое колбы разделялось фильтрованием. Спирт отгонялся при температуре 35—40° в вакуум-аппарате. Остаток в отгонной колбе обрабатывался обычным при определении растворимых сахаров способом. Восстанавливающая способность определялась фелинговой жидкостью по методу Бертрана. Небольшое изменение метода Бертрана состояло в том, что, вместо обычно принятого 3-минутного кипячения на сетке раствора фелинговой жидкости с сахаром, мы выдерживали этот раствор на кипящей водяной бане в течение 23 минут, что дает более надежные результаты.

Разница между контрольными и опытными определениями в мл перманганата (5 г в литре) характеризует активность амилазы. Расхождение парных определений не превышало 4%, за исключением трех случаев, где оно достигало 6—7%, что, повидимому, связано с применением свежего материала. Активность амилазы выражается в мл перманганата на 1 г сухого вещества за час действия фермента.

Кроме этих опытов по влиянию фосфата на активность амилазы из свежих растений, определялось действие фосфатов в автолитической смеси. Для этого применялась осевая часть 31-дневных проростков светового опыта из сосудов без фосфата. Материал подвергался высушиванию. Сушка продолжалась 4 часа в термостате при 40° под феном. Досушивание в вакуум-эксикаторе над фосфорным ангидридом. Из сухого материала, измельченного на терке и просеянного через 0.5-миллиметровое сито, получен ферментный раствор настаиванием с водой в отношении 1 : 50 в течение 24 часов при комнатной температуре с добавлением толуола в качестве антисептика. Испытывались следующие ряды солей: фосфаты K и Na и KCl в концентрациях $\frac{m}{20}, \frac{m}{80}, \frac{m}{320}, \frac{m}{1280}, \frac{m}{5210}$. Постоянство pH = 5.0 создавалось путем смешивания раствора основного и кислого фосфата, в определенных соотношениях, и, сверх того, в каждую колбу, как и раньше, приливался ацетатный буфер, поскольку при малых концентрациях буферность от одних фосфатов недостаточна. В итоге реакционная колба имела общий объем 45 мл и содержала 20 мл раствора крахмала +5 мл раствора фермента+5 мл ацетатного буфера и 15 мл раствора испытуемой соли. Опытные колбы ставились в термостат на 5 часов. Антисептик — толуол. Учет активности фермента и техника расчета прежние.

Получение декстринирующей амилазы заключалось в том, что нагреванием раствора фермента при 70° в течение 15 минут исключалась деятельность сахарофицирующего компонента (по Ольсону — сахарогенамилаза). При этом декстринирующий компонент декстриногенамилаза (α) почти полностью сохраняет свою активность. Действуя различным количеством этого фермента на раствор крахмала, получаем за одно время различные изменения иодной окраски крахмала. Граница между бесцветным и слабо окрашенным состоянием обозначалась через «Х», между фиолетовой и синей — через «У».

Раствор фермента получался точно так же (1 : 50), как в работе автолитической смесью. Субстратом служит 0.2% раствор растворимого крахмала, дающий правильную окраску. Применялся ацетатный буфер с pH = 5.5.

Приготовленный ряд пробирок после приливания раствора крахмала, буфера и изменяющегося количества энзимного раствора ставился в термостат на 30 минут при температуре 37°. После этого сро-

ка растворы охлаждались погружением в снег, затем по методу Вольгемута определялась декстринирующая способность приливанием в каждую пробирку двух капель иода в иодистом калии.

Результаты опытов

Растения, развивавшиеся на свету при различных дозах фосфатов, за первые 10 дней развития на растворах ничем внешне между собою не отличались. Начиная с 20-дневного срока пребывания на растворах растения на сосудах без фосфатов стали отставать в росте, корни несколько побурели, однако явных страданий все же не наблюдалось. Растения на растворах с 0.1 дозы фосфата на протяжении всего опыта росли лучше, внешне были мощнее. В последнем сроке (31 день) растения на полной и на 0.1 дозы фосфата частично приступили к цветению, а в сосудах без фосфата цветения не было.

В отсутствие света одинаково сильными были проростки на полной и на 0.1 дозы фосфора. При исключении фосфатов — слабее. Для характеристики развития растения (табл. 1) приведен сырой вес 100 растений.

Таблица 1

Сырой вес 100 растений, в граммах

Варианты	Световой опыт			Темновой опыт		
	7 дней	15 дней	31 день	5 дней	10 дней	20 дней
Полная доза P_2O_5 .	147.0	221.7	313.6	120.5	174.5	142.7
0.1 P_2O_5	142.3	210.0	356.5	126.2	172.7	123.2
Без P_2O_5	147.0	204.7	231.8	108.3	166.2	116.2

Активность амилазы в растениях светового опыта в зависимости от фосфатного питания варьировала вполне отчетливо во всех органах.

Таблица 2

Активность амилазы в мл $KMnO_4$ на 1 г сухого вещества за 1 час действия

Органы растений	Возраст растения и фосфатный режим									
	Исходный материал	7 дней			15 дней			31 день		
		P_2O_5	0.1 P_2O_5	без P_2O_5	P_2O_5	0.1 P_2O_5	без P_2O_5	P_2O_5	0.1 P_2O_5	без P_2O_5
Семядоли	3.2	32.4	32.7	53.5	41.9	40.6	42.4	—	—	—
Осевые части . .	54.7	55.4	84.3	85.7	97.2	105.1	120.9	32.1	44.1	63.9
Листья	—	47.1	53.3	57.3	86.7	88.7	89.3	53.8	55.9	59.1

Результаты опыта отражают также изменение активности амилазы с возрастом растения по отдельным органам. Результаты с этиолиро-

ванными проростками, за некоторым исключением в 5-дневном сроке по семядолям (табл. 3), полностью подтверждают данные светового опыта по характеру влияния как возраста, так и режима фосфатного питания. В обоих случаях изменения активности фермента одного направления.

Таблица 3

Активность амилазы в мл $KMnO_4$ на 1 г сухого вещества за час действия

Органы растений	Возраст растения и фосфатный режим									
	Исходный материал	5 дней			10 дней			20 дней		
		P_2O_5	0.1 P_2O_5	без P_2O_5	P_2O_5	0.1 P_2O_5	без P_2O_5	P_2O_5	0.1 P_2O_5	без P_2O_5
Семядоли	2.7	21.8	23.4	18.0	34.4	34.6	32.4	39.8	40.7	41.7
Осевые части . .	38.1	87.8	83.3	82.1	89.5	105.2	127.7	59.0	—	89.1

Из двух последних таблиц прежде всего видно увеличение активности амилазы на единицу сухого веса с возрастом молодого растения: в последнем периоде активность амилазы как у нормальных, так и у этиолированных растений сильно падает по вегетативным органам.

Семядоли, обладавшие вначале крайне незначительной активностью амилазы, по мере развития проростков все время увеличивали активность фермента; особенно сильно шло нарастание активности амилазы в первом периоде до 5—7-дневного возраста.

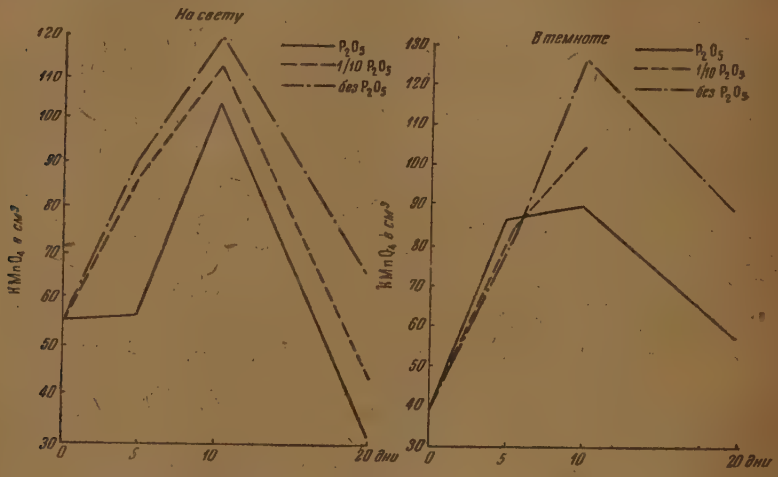
Величина снижения активности амилазы в последний период в вегетативных частях, в зависимости от фосфатного питания, была различной и наибольшей по осевым органам в световом опыте. На фосфатных растворах снижение активности амилазы очень близкое, причем ее величина становится меньше исходной; у растений, не получивших фосфатов, активность фермента снизилась значительно меньше и осталась выше исходной. В осевых органах этиолированных проростков активность амилазы так же, как и в опыте на свету, по всем срокам изменялась от режима фосфатного питания, но величина ее оставалась до конца опытов выше исходной, хотя за последние 5 дней она сильно снизилась. Это понижение в процентном выражении к активности предыдущего срока было одинаковым при всех режимах фосфатного питания.

Увеличение активности ферментов при прорастании семян объясняется, по Баху и Опарину (1), переходом имеющихся в семенах зимогенов в активную форму в результате окислительных процессов. Такое объяснение в наших опытах может быть принято для семядолей, в которых, однако, при расчете на единицу сухого веса активность ферментов будет увеличиваться уже благодаря резкой потере сухого вещества. В вегетативных частях, где идет нарастание сухого вещества, увеличение активности фермента в единице сухого вещества может быть обязано, повидимому, лишь новообразованию ферментов, так как перемещение из семядолей активной или зимогенной формы ферментов маловероятно, против чего говорит и более сильная активность на единицу сухого вещества вегетативных частей, чем семядолей.

Падение активности фермента в последний срок в световом опыте

обязано отчасти продолжающемуся нарастанию сухого вещества в осевых органах и в листьях. Однако нарастание сухого вещества в последний срок протекает замедленно в сравнении с предыдущими периодами развития ([4], фиг. 4), когда активность фермента не только не снижалась, но резко возрастала. В осевых частях этиолированных проростков в последнюю декаду пребывания их на растворах не только не происходило никакого нарастания сухого вещества, но, наоборот, обнаруживалось, в результате глубокого голодания, небольшое понижение его ([4], фиг. 2). Поэтому уменьшение активности фермента в сухом веществе осевых органов этиолированных проростков не может даже частично объясняться изменением единицы пересчета и является полностью результатом инактивирования фермента.

Принимая во внимание изменение сухого вещества, на которое рассчитывалась активность фермента и которое не остается постоянным на различных стадиях развития растений, мы должны принять, что наибольшая активация амилазы имела место в осевых органах во вторую неделю после посадки проростков на питательные растворы как при развитии на свету, так и в темноте.



Активность амилазы в сухом веществе осевых органов гороха

Наиболее активной амилазой обладало сухое вещество осевой части. Здесь же наиболее резко отразился режим фосфатного питания. Для наглядности данные по активности амилазы осевых органов приведены в графическом изображении как для светового опыта, так и для опыта в отсутствие света (фигура).

На этих диаграммах достаточно ясно выражено влияние доз фосфатного питания на активность амилазы. Во всех сроках, за исключением первых 5 дней у этиолированных проростков, активность фермента была выше у растений, лишенных фосфора, затем идут растения с пониженной дозой фосфора и, наконец, растения на полной дозе фосфатного питания. Обе эти диаграммы (световой и темновой опыты) согласованно говорят о том, что фосфор оказывает угнетающее влияние на активность амилазы осевых органов растения.

Активность амилазы на сухое вещество стоит в обратном отношении с процентным содержанием P_2O_5 в сухом веществе вегетативных

частей растений в различные сроки развития. Исключение представляет лишь 5-дневный срок этиолированных проростков, у которых активность амилазы и содержание фосфора изменяются в зависимости от фосфатного питания в одном направлении.

Таблица 4

Процент содержания P_2O_5 по срокам снятия

Сроки	Характер материала (варианты)	Световой опыт		Темновой опыт
		осевые органы	листья	осевые органы
I	сходный материал .	2.46	—	—
	Полная доза P_2O_5 . .	2.09	1.99	1.85
	0.1 P_2O_5	1.85	1.72	1.48
	Без P_2O_5	0.98	1.50	1.36
II	Полная доза P_2O_5 . .	2.48	1.66	2.27
	0.1 P_2O_5	1.17	1.13	2.22
	Без P_2O_5	0.60	0.87	1.47
III	Полная доза P_2O_5 . .	1.63	1.09	3.32
	0.1 P_2O_5	0.92	0.99	1.81
	Без P_2O_5	0.34	0.43	1.68

В осевых органах имеется полная согласованность между активностью фермента и процентом содержания P_2O_5 в смысле обратной направленности изменений. Меньше такая согласованность между процентным содержанием P_2O_5 и активностью фермента в листьях, где расхождение в процентном отношении P_2O_5 у крайних вариантов меньшее по сравнению с осевыми органами. Между активностью амилазы в органе и процентным содержанием в нем P_2O_5 нет постоянной зависимости, как это вытекает из полученных данных.

Таблица 5

Относительная активность амилазы

Соли	Концентр. раствор				
	mol 20	mol 80	mol 320	mol 1280	mol 5210
К-фосфат . .	92.95	95.6	95.20	95.2	98.70
Na-фосфат . .	93.62	97.45	97.45	100	100
KCl	98.72	98.72	100	100	100

Для освещения вопроса действия фосфатов на активность амилазы in vitro был поставлен опыт с автолитической смесью, результаты которого приводятся в табл. 5 в относительных величинах, принимая действие фермента в среде без солей за 100.

Применение слабых растворов испытуемых солей имело целью быть ближе к условиям организма, где существование больших концентраций солей немыслимо. Из таблицы следует, что калиевые и натриевые фосфаты проявляют слабоподавляющее действие на активность фермента. Для фосфата калия это действие наблюдается во всех концентрациях, ослабевая с разбавлением, тогда как натриевый фосфат теряет свое действие полностью уже в концентрации $\frac{\text{mol}}{1280}$.

Повидимому, небольшое расхождение в поведении двух фосфатов

следует приписать свойствам катионов. Растворы KCl, введенные в испытание для проверки влияния калия фосфатов, сказывались еще меньше и только в первых двух концентрациях. Эти результаты позволяют сделать вывод, что фосфаты в примененных концентрациях на активность амилазы в условиях действия автолитической смесью оказывают очень слабо угнетающее действие, на что уже указывалось в литературе (5).

Имеется достаточно данных, отмечающих, что некоторые факторы, проявляя определенное действие на фермент живого организма, совершенно теряют это действие на препарат или водную вытяжку фермента. Так Denny Lorance и Muller (6), обрабатывая картофельные клубни этиленхлоридрином и другими химическими веществами, вызвали увеличение активности каталазы, пероксидазы, редуказы и амилазы, но добавление этих веществ к выжатому из картофеля соку не давало никакого увеличения активности первых трех ферментов. Авторы приходят к заключению, что увеличение энзиматической активности не было следствием непосредственного влияния химических веществ на энзим; эти вещества оказывали влияние косвенным образом, действуя на плазму картофеля.

Более высокий солевой эффект на активность амилазы в живых клетках по сравнению с автолитической смесью, повидимому, связан с действием на плазму, регулирующую как образование, так и состояние активности ферментов и направление их действия.

Угнетающее действие фосфатов на активность амилазы было прослежено не только по накоплению редуцирующих сахаров, но и по образованию декстринов. На декстринирующее действие амилолитического комплекса указывало уже видимое на глаз различие величин оставшегося крахмала при осаждении его спиртом в реакционных колбах.

После 2-часового действия раствора фермента из семядолей крахмал в реакционной смеси исчезал нацело, т. е. в крепком спирту не выпадало сколько-нибудь заметных осадков; в колбах с ферментами из других органов растения, при тех же условиях, выпадал обильный крахмальный коагулят. Определение восстанавливающей способности показало, однако, что там, где исчез весь крахмал (семядоли), восстанавливающая способность была значительно меньшей, чем в колбах с обильным крахмальным осадком (осевая часть). Это явление стало наблюдаться с 5—7-дневного возраста (в исходном не было) и продолжалось до конца опытов одинаково как в световых, так и в этиолированных растениях. Очевидно, молекула крахмала распадалась на мелкие декстрины, которые не осаждаются в 70%-ном спирту и обладают лишь очень слабой восстанавливающей способностью. Это заставляло предполагать, что в семядолях развивается более сильное декстринирующее действие амилолитического комплекса, чем в осевых органах. Для проверки этого предположения мы воспользовались, как описано в методике, способом Nord'a и Ohlsson'a (8): определялась декстринирующая сила амилолитического фермента в семядолях и осевых частях исходного материала и у 7-дневных проростков светового опыта. Результаты этих определений можно представить в следующем виде (табл. 6).

X означает, сколько мл 0.1% раствора крахмала может расщепить 1 мл раствора амилазы до исчезновения окраски от иода в условиях опыта; У — то же самое, только изменение иодной окраски здесь доходит до фиолетовой, следовательно, до более ранних продуктов распада крахмала. Как видно из приведенной таблицы, предполо-

жение о более сильной α-амилазе в семядолях, чем в осевых органах, полностью оправдалось. Исходный материал не давал от спирта заметных различий в осадке и не обнаруживал различий в силе декстриногенамилазы по реакции с иодом. Растения на 0.1 дозы фосфата имеют совершенно одинаковую силу декстриноген-амилазы, тогда как у растений с полной питательной смесью как в семядолях, так и в осевых частях значения Y на 50% ниже. На основании этого опыта, показывающего для всех случаев низкое значение активности фермента на полной дозе фосфата, является возможным высказать предположение об угнетающем действии фосфата на α-амилазу.

Таблица 6

Варианты	Органы растений	X	Y
Исходный	Семядоли	0	30
»	Осевая часть	0	0
»	Семядоли	60	480
Полная доза PO_4	Осевая часть	0	30
»	Семядоли	60	1 000
0.1 PO_4	Осевая часть	0	60
»	Семядоли	60	1 000
Без PO_4	Осевая часть	0	60

Заключение

1. В процессе развития гороха на питательных смесях, безразлично, на свету или в темноте, активность амилазы вначале сильно растет как в семядолях, так и в осевых органах и в листьях, но, начиная с 10—15-дневного возраста, в вегетативных органах она снова падает, продолжая повышаться в семядолях.

2. Различный режим фосфатного питания в различной степени сказывается на активности фермента отдельных частей растения. При полной дозе фосфатного питания растения на свету и в темноте имеют менее активную амилазу, чем при фосфатном голодании; различие в активности по осевым органам доходит до 40—50%. Растения на 0.1 дозы фосфата занимают промежуточное положение. Изменение активности амилазы на единицу сухого вещества растений находится в обратном отношении с процентным содержанием P_2O_5 в этих органах.

3. Калиевые и натриевые растворы фосфата в примененных нами концентрациях, в условиях автолитической смеси, на активность амилазы оказывают очень слабое (6—7%) угнетающее действие. Действие раствора KCl в тех же концентрациях почти не сказывается.

4. Активность декстринирующей амилазы в семядолях 7-дневных проростков очень высока в сравнении с активностью ее в осевых органах тех же проростков. Полная доза фосфора в питательной среде действует тормозящим образом на проявление декстринирующего действия амилазы как семядолей, так и осевых органов.

Институт удобрений и инсектофунгисидов
Москва.

Поступило
31. VIII. 1937

ЛИТЕРАТУРА

[1] Бах и Опарин, Bioch. Ztschr., 134, 1922.
[2] Машковцев, Научно-агроном. журнал, 446, 1925.
[3] Опарин А. И. и сотрудники, Bioch. Ztschr. 209, 181, 1929; 256, 190, 1932; 252, 8, 1932; 260, 170, 1933; 265, 21, 1933; Ergebnisse d. Enzymfor, 3, 57, 1934; Успехи химии, т. III, в. 2, стр. 250, 1934.

[4] Смирнов А., Стром Э. и Кузнецов С., Вариации в углеводном и азотном обмене веществ высших растений в зависимости от фосфатного питания, Известия ОМЕН, № 2, 1938.
[5] Цит. по Oppenheimer u. Kuhn, Die Fermente u. s. w., Bd. 1, 696, 1925.
[6] Denny, Lorance and Muller, Amer. Journ. of Bot., 17, № 5, 1930.
[7] Myrbäck, H. S. Ztschr., 159, 1, 1926.
[8] Nord und Ohlsson, Ztschr. f. physiol. Chem., 204, 89, 1932.
[9] Venkata Giri K. und Sreenivasan A., Bioch. Ztschr., 289, 155, 1937.

A. SMIRNOV and T. DARKANBAYEV. THE EFFECT OF PHOSPHATES ON THE ACTIVITY OF AMYLASE IN PEAS

SUMMARY

The authors have investigated the effect of phosphates on the amylase of different organs of living plants at varying developmental stages and on the amylase of autolytic mixtures. The most important results may be summarized as follows:

1. During the process of development of peas on nutrient mixtures — whether in light or in the dark is immaterial — the activity of amylase increases rapidly at first, in the cotyledons as well as in the axial organs and leaves, but beginning from the age of 10 to 15 days. Here is a fall in activity in the vegetative organs, while the enzymic activity continues to increase in the cotyledons.

2. Varying conditions of phosphorus supply affect the activity of the enzyme in different parts of the plant to an unequal extent. On an adequate supply of phosphate the plants, both in light and the dark, have a less active amylase than in total phosphate deficiency, the difference in activity attains 40—50% in the axial organs. Plants receiving $^1/_{10}$ of the adequate amount, of phosphate occupy an intermediate position. The variation of amylase activity per unity dry weight of the plants exhibits a reciprocal correlation with the percentage content of P_2O_5 in the organs.

3. Solutions of potassium and sodium phosphate in the concentrations used by the authors, acted upon the activity of the amylase in a very slightly (6.7%) inhibitory way under the conditions of an autolytic mixture. A KCl solution of identical concentration was practically ineffective.

4. The activity of dextrinogen amylase in the cotyledons of seven day old germs is very high as compared with that of the axial organs of the same germs. An adequate supply of phosphorus inhibits the manifestation of dextrinogen amylase activity in both the cotyledons and the axial organs.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Н. М. СИСАКЯН

ВЛИЯНИЕ ФОРМ АЗОТА И ДОЗИРОВОК ФОСФОРА НА ОБРАЗОВАНИЕ УГЛЕВОДОВ И АЗОТИСТЫХ СОЕДИНЕНИЙ В САХАРНОЙ СВЕКЛЕ

(*Представлено академиком* А. Н. Бахом)

Сахарная свекла выращивалась в различных дозах фосфора в питательной смеси, на фоне аммиачного и нитратного источников азота. Исследование показало существование тесной зависимости в образовании углеводов и азотистых соединений от возрастных изменений растения и от условий азотистого и фосфатного питания.

Значение минеральных удобрений в повышении урожайности сельскохозяйственных культур и в коренном улучшении их качества бесспорно.

Сахарная свекла относится к числу тех растений, культивирование которых не обходится без минеральных туков. Из минеральных удобрений фосфорнокислые и азотистые удобрения являются обычными удобрениями для сахарной свеклы.

Д. Н. Прянишников ([9, 10, 11]) отмечает положительное действие фосфатов на сахарную свеклу, указывая, что одностороннее внесение высоких доз селитры обычно сопровождается понижением сахаристости и доброкачественности свеклы. Для иллюстрации этого положения автор пользуется следующими данными:

	Урожай в ц	% сахара	Доброкачествен.
Без удобрения	207.2	15.2	84.3
Селитра (300 кг)	281.6	14.8	84.2
То же (350 кг)	333.6	14.2	81.6

Однако, применение азотистых удобрений с фосфатными показывает, что совместным внесением суперфосфата с селитрой можно парализовать вредное действие селитры на качество свеклы:

	% сахаристости
Без удобрения	16.40
Суперфосфат	17.38
Суперфосфат + селитра	17.40

Далее целый ряд других авторов ([1, 7, 15]) в своих исследованиях подтверждает высказанное только что положение о большом значении фосфатных удобрений в улучшении качества сахарной свек-

лы. Однако, в отличие от многих исследователей по данному вопросу иную позицию занимает Ремер (14). Автор указывает на то, что «фосфорнокислые удобрения не повышают сахаристости». Взгляд Ремера противоречит огромному количеству фактического материала.

Позднее автором (17) настоящей статьи было установлено фундаментное значение фосфора в процессе сахаронакопления у свекловичного растения.

На качество сахарной свеклы существенное влияние оказывает содержание так называемого «вредного» азота в корнях. Товарницкий и Максимович (20) указали на связь между наличием в почве большого запаса подвижных азотистых веществ, в особенности аммиачных, и содержанием в свекле как «вредного», так и «невредного» азота. Авторы считают, что аммиачный источник азота повышает количество вредного азота в сахарной свекле.

Отсюда вытекает, что вопрос рационального использования азотистых и фосфорнокислых удобрений в целях повышения урожайности и улучшения качества сахарной свеклы представляет собой вопрос техники совместного применения фосфатных и соответствующих азотистых удобрений.

Выбор форм азота для сахарной свеклы тесно связан с вопросом об оценке двух основных источников азота. После исторической эволюции агрохимической мысли о минеральном питании растений от Либиха и Бусенго до известного тезиса Прянишникова (12), рассматривавшего аммиак как «альфу и омегу» в процессе синтеза белковых соединений в растениях, вопрос об аммиачном питании последних стал объектом изучения многих исследователей.

Работами Прянишникова и Ивановой (13), Дикусара (3), Pirschle (23), Mevius'a и Engel'я (21), Владимирова (2), Любарской (6) и других установлено, что физиологический эффект аммиака и нитратов резко зависит от внутренних условий — возраста растения и внешних факторов — состава питательной среды. Отсюда вытекает, что способы внесения аммиачных и нитратных удобрений и их соотношение с фосфатным и другими удобрениями должны быть строго дифференцированы.

В связи с вышеизложенными положениями в 1934 г. в ВИУА, в лаборатории Д. Н. Прянишникова, была поставлена настоящая работа с целью: а) установления сравнительной эффективности NH_4 и NO_3 в качестве источников азота на рост сахарной свеклы в зависимости от дозировок фосфорной кислоты в питательной среде; б) изучения характера влияния дозировок фосфора, при различных источниках азота, на образование растворимых углеводов и различных фракций азота в свекловичном растении в период сахаронакопления.

Экспериментальная часть

Свекла, урожайный сорт Ивановской селекционной станции, выращивалась в песчаных текучих культурах при pH = 7.0 в питательной среде. Постоянство концентрации водородных ионов в питательной смеси достигалось установлением неодинаковой pH втекающих растворов, в зависимости от источников азота. Так, например, при аммиачном источнике азота допускалось отклонение в щелочную сторону от pH = 0.2 до 0.4, а при нитратном такое же отклонение допускалось в кислую сторону.

pH определялась колориметрическим методом: втекающих растворов через день при смене питательной смеси, а вытекающих — еже-

дневно. Кроме колориметрического определения периодически в течение всего вегетационного периода pH проверялась электрометрическим методом. Расхождение между обоими методами было в пределах допустимой ошибки.

Питательная смесь готовилась на водопроводной воде Тимирязевской Академии и содержала следующие соли: $(NH_4)_2SO_4$ или $NaNO_3$ (согласно схеме опыта) из расчета 21 мг азота на 1 литр: KH_2PO_4 по схеме 1.5 мл 0.05% лимоннокислого железа на один литр. В сосудах, где азот вносился в форме $(NH_4)_2SO_4$ с целью выравнять количество натрия по нитратному источнику азота, дополнительно вносился Na в виде Na_2SO_4. Доза калия была во всех сосудах выравнена к ее количеству, вносимому по максимальному варианту фосфора в схеме опыта.

Наклюнувшиеся семена свекловицы 10.V пересаживались в сосуды емкостью 8 кг кварцевого песка. После появления 3-4 настоящих листьев, посев прореживался, в каждом сосуде было оставлено по 4 растения; из них для первого срока анализа было взято по 2 растения, второго — по 1 растению, а по одному растению на сосуд было оставлено до уборки, т. е. до 25.X.

Растения для анализов убирались утром в 9 часов. После уборки они промывались водой, подсушивались с поверхности фильтровальной бумагой и ботва делилась на черешки и пластинки. Средняя проба бралась из четырех растений. Черешки и пластинки в отдельности размельчались ножницами, размешивались и из общей массы употребляли по 2 навески для определения углеводов. Во 2-м сроке анализов навески из корней брались из размельченной ножницами массы, а в третий срок — из мязги. Фиксация свежего материала производилась тотчас же после получения средней пробы и взятия навесок в 96%-ном этиловом спирту с добавлением определенного количества мела для создания нейтральной среды.

Объем спирта для консервирования и последующей экстракции брался из расчета 1 : 25. Экстракция производилась четырехкратно 82% спиртом, кипячением в колбе на водяной бане с обратным холодильником в течение 25—30 мин.

Определение углеводов производилось по схеме Кизеля ([5]), редуцирующая способность до и после гидролиза — по Issecutz'y, мальтоза — по Рубину ([16]).

Все цифры, приведенные в таблицах по углеводам, являются средними из четырех параллельных определений. Расхождение между параллельными определениями колебалось в пределах от 0.1, 0.2 мл 0.05 раствора Na_2SO_3.

Методика определения азотистых соединений состояла в следующем: свежий растительный материал в присутствии 10 капель толуола растирался с песком в фарфоровой ступке до бесформенной массы, после чего прибавлялось 10 мл 3% раствора таннина. Через 40 минут содержимое ступки профильтровывалось. Осадок неоднократно промывался дестиллированной водой. Осадок с фильтром переносился в колбы Кьельдаля для сжигания на белковый азот. Для определения растворимого азота на сжигание бралось 10 мл фильтрата.

Вариации редуцирующих сахаров в зависимости от условий питания

Анализы растений на редуцирующие сахара выявили интересную связь между ходом накопления восстановливающих сахаров в различных органах свекловичного растения и условиями питания.

Цифры табл. 1 показывают явное преобладание редуцирующих сахаров в отдельных органах растений при аммиачном питании. Это положение более ясно проявляется при низких дозах фосфорной кислоты в питательной среде.

Таблица 1

Вариации редуцирующих сахаров в свеклозичном растении в зависимости от условий питания

(В % на сырую массу)

Форма азота	Дозы фосфата мг	В пластинке			В черешке			В корнях	
		возраст в днях							
		75	105	165	75	105	165	105	165
NH_4	0.8	6.0	6.96	1.74	4.66	2.28	3.31	0.674	0.26
	1.6	1.06	5.02	1.47	6.80	2.40	2.70	0.292	—
	10	1.42	1.63	1.42	2.64	3.48	3.66	0.430	0.32
NO_3	0.8	1.66	2.47	1.32	2.42	2.16	2.62	0.342	0.39
	1.6	0.92	4.09	1.14	2.21	2.59	2.60	0.490	—
	10	1.26	0.85	1.33	1.82	2.73	3.73	0.460	0.27

Сравнительно высокое содержание редуцирующих сахаров в пластинке листа по аммиачному питанию при низкой дозе фосфора несомненно связано с рядом причин, из них основными являются пониженное потребление редуцирующих веществ на синтетические процессы и усиление энергии дыхания. Что касается влияния фосфатного питания на отток, то в этом отношении требуются специальные исследования.

Цифры, определяющие отношение редуцирующих сахаров в пластинке к редуцирующим сахарам в черешке, представленные в табл. 2, свидетельствуют о том, что возрастные особенности растения в углеводном обмене находят достаточно ясное проявление в зависимости от обеспеченности фосфором растения и формами азотистого питания.

Таблица 2

Отношение редуцирующих сахаров $\frac{\text{пластинка}}{\text{черешок}}$

Источники азота	Дозы фосфора	Возраст в днях		
		75	105	165
$(NH_4)_2SO_4$	0.8	1.290	3.050	0.561
	1.6	0.155	2.090	0.544
	10.0	0.545	0.468	0.389
$NaNO_3$	0.8	0.680	1.143	0.503
	1.6	0.457	1.500	0.440
	10.0	0.692	0.311	0.356

В соответствии с результатами исследования редуцирующих сахаров находятся данные по образованию сахарозы и мальтозы в растениях.

Таблица 3

Интенсивность образования сахарозы и мальтозы в свекле в зависимости от условий питания (в %% от сырой массы)

Источники азота	Дозы фосфора	В пластинке листа		В черешке		В корне	
		сахароза	мальтоза	сахароза	мальтоза	сахароза	мальтоза
$(NH_4)_2SO_4$	0.8	0.25	0.13	0.00	0.00	11.71	0.17
	1.6	0.43	(5.08)	0.08	2.75	—	—
	10.0	0.35	0.27	0.20	1.35	15.48	0.02
$NaNO_3$	0.8	0.17	(5.45)	0.00	0.00	12.35	0.11
	1.6	0.32	2.20	0.78	0.00	14.01	0.00
	10.0	0.35	1.29	0.83	3.70	14.73	0.00

Из таблицы видно, что накопление сахарозы в сахарной свекле находится в тесной зависимости от концентрации фосфора в питательной среде. Увеличение количества фосфорной кислоты в питательной среде как по аммиачному, так и по нитратному источнику азота сопровождается повышением сахарозы в корнях растения. В особенности сильно на содержании сахарозы сказывается недостаток фосфора по аммиачному источнику азота. Так, например, содержание сахарозы от 11.71% при 0.8 мг фосфорной кислоты в питательной среде доходит до 15.48 при увеличении фосфата от 0.8 до 10 мг, в то время как в аналогичных условиях по нитратному мы имеем соответственно 12.35 и 14.73.

Это говорит о большей чувствительности растения к недостатку фосфора при аммиачном источнике азота, чем при нитратном.

Что же касается содержания мальтозной фракции, то мы должны в первую очередь отметить значительное повышение ее в пластинке листа. В особенности увеличивается количество мальтозной фракции при недостатке фосфора в питательной среде.

Заканчивая рассмотрение цифр по исследованию углеводов, необходимо отметить следующие положения. Недостаток фосфорной кислоты приводит к повышенному содержанию редуцирующих веществ в листьях и к ослаблению процесса накопления сахарозы в корнях.

Следовательно, фосфорное голодание сильно тормозит специфический синтез сахарной свеклы.

Следует указать, что чувствительность сахарной свеклы к недостатку фосфора сильнее проявляется при аммиачном источнике азота. Таким образом, при внесении фосфорной кислоты под сахарную свеклу и при установлении ее количества должны быть строго учтены и источники азота.

Ход накопления азотистых веществ в сахарной свекле в зависимости от условий питания

Представляет значительный интерес проследить ход накопления азотистых соединений в свекловичном растении, выращенном на определенном фоне питания. Как известно, по поводу динамики накоп-

Образование азотистых соеди

Форма азота	Схема опыта: Доза фосфора в мг	В пластинке: в 75-дневн. возрасте — в % к общему N: белков.	раств.	общий N	в 105-дневн. возрасте — в % к общему N: белков.	раств.	общий N	в 165-дневн. возрасте — в % к общему N: белков.	раств.	общий N
NH_4	0·8	75.22	24.78	0.838	72.22	29.78	0.700	80.34	19.66	1.007
	1.6	83.39	16.51	0.663	76.45	23.55	0.685	83.03	16.97	0.931
	10	84.17	15.87	0.708	78.25	21.75	0.789	70.76	19.24	0.951
NO_3	0.8	83.38	16.62	0.608	70.66	29.34	0.630	80.85	19.85	0.894
	1.6	81.89	17.11	0.644	82.62	17.38	0.600	83.28	16.72	0.785
	10	82.03	17.97	0.684	78.14	21.86	0.669	78.24	21.76	0.712
NH_4	10 до 23/VII; с 23/VII без фосфора	—	—	—	80.38	19.62	0.763	71.14	28.86	1.185

ления азотистых соединений в растениях существует обширная литература. Смирнов ([18]), а затем Mothes ([22]), детально исследовавшие азотистый обмен табачного растения, пришли к выводу, что накопление азотистых соединений строго обусловливается возрастными изменениями растения.

Наш материал о содержании азотистых соединений в растениях приведен в табл. 4.

Просмотр данных настоящей таблицы показывает различие в распределении белкового и растворимого азота в отдельных органах сахарной свеклы. В пластинке листа количество суммы белкового и растворимого азота выше, чем в черешке. Белковый азот как в черешках, так и в пластинке листа, за некоторым исключением, как правило, падает. Так, например, если в пластинке молодого листа по аммиачному источнику азота мы имеем 84.17% белкового и 15.87% растворимого азота, то в пластинке более старого листа этот процент доходит до 80.76 белкового и 19.24 растворимого азота.

Рассматривая процент белкового азота к общему, как показатель способности листа к синтезу, нужно сказать, что с возрастом листа синтетическая способность несколько снижается. Этот факт вполне согласуется с данными существующей литературы.

Влияние условий питания на образование «вредного» азота в растениях

Содержание так называемого «вредного» азота в корнях свекловичного растения в общей характеристике качества сырья занимает значительное место. Поэтому изменение содержания вредного азота в зависимости от условий азотистого и фосфатного питания представляет не только теоретический, но и большой важности практический интерес.

Таблица 4

нений в сахарной свекле

В черешке								
в 75-дневн. возрасте			в 105-дневн. возрасте			в 165-дневн. возрасте		
в % к общему N		общий N	в % к общему N		общий N	в % к общему N		общий N
белков.	раств.		белков.	раств.		белков.	раств.	
53.17	46.83	0.603	50.78	49.22	0.386	51.76	49.24	0.298
46.27	53.73	0.365	56.56	43.44	0.343	51.65	48.35	0.273
53.45	46.55	0.242	44.77	55.23	0.268	38.86	61.14	0.314
55.37	44.63	0.286	53.21	46.79	0.284	46.93	53.07	0.260
49.55	50.45	0.254	54.19	45.81	0.203	52.16	47.84	0.232
44.14	55.86	0.209	50.89	49.11	0.204	48.31	51.69	0.236
—	—	—	46.24	53.76	0.269	40.52	59.48	0.638

Приведенное нами выборочное определение «вредного» азота в корнях сахарной свеклы дало следующие результаты (табл. 5).

Содержание вредного азота в корнях свеклы находится в прямой зависимости от количества общего азота в них, т. е. с повышением общего азота повышается и количество вредного азота, что согласно с существующими на этот счет в литературе данными. Аммиачный источник азота повышает не только общий азот в корнях, но и «вредный» азот.

Значительный интерес представляет уменьшение «вредного» азота с повышением доз фосфорной кислоты в питательной среде.

Так, например, увеличение доз фосфора от 0.5 мг до 10 мг сопровождается понижением как вредного, так и общего азота в корнях свеклы. Особенно ярко проявляется влияние недостатка фосфора на накопление вредного и общего азота при исключении фосфорной кислоты из питательной среды в период наиболее интенсивного сахаронакопления.

Таблица 5

Связь между содержанием вредного азота в корнях сахарной свеклы и условиями питания растения

(В % от сырой массы)

Источники азота	Доз фосфора, в мг	Азот		
		общий	вредный	вредный в % от общего
$(NH_4)_2SO_4$	10.0	0.450	0.193	42.9
	10.0 до 28.VII: с 28.VII без фосфора	0.610	0.274	44.9
$NaNO_3$	0.8	0.318	0.125	39.2
	10.0	0.288	0.078	27.0

Таким образом, полученный материал убеждает нас в том, что фосфор играет огромную роль не только в повышении урожайности сахарной свеклы, но и в коренном улучшении ее качества.

Рост и урожай растения

В первую десятидневку, со дня посева, в росте растения между отдельными вариантами схемы не замечалось никакого различия. Различие в общем развитии уже начало проявляться после 20 дней со дня посева и постепенно усиливалось до 70 дней. Растение по аммиачно-

Фиг. 1. Влияние дозировок на рост растения при аммиачном источнике азота

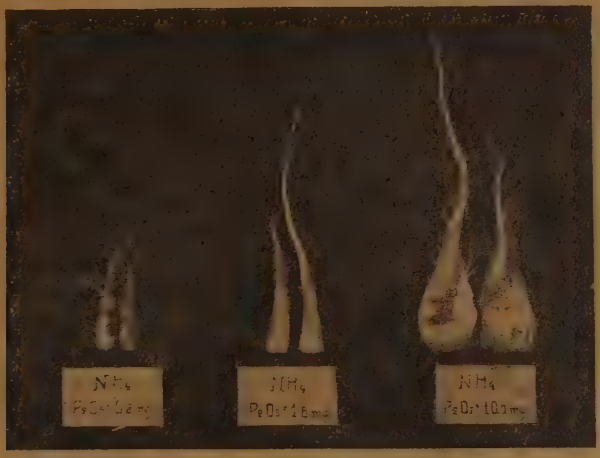
му источнику азота при дозах 0.8 мг и 1.6 мг P_2O_5 в питательной среде в течение почти всего вегетационного периода сильно отставали от таковых, развивающихся по нитратному источнику азота. Сравнение фиг. 1 и 2 показывает степень различия в росте растения по отдельным источникам азота.

Фиг. 2. Влияние дозировок фосфора на рост растения при нитратном источнике азота

Как видно из фиг. 3 и 4, различие в росте сахарной свеклы в зависимости от источников азота при недостатке фосфорной кислоты в питательном растворе проявляется не только в надземной части растения, но в значительной мере сказывается и на развитии корней.

Необходимо отметить и то обстоятельство, что отставание растения по аммиаку при дозе 10 мг P_2O_5 в питательном растворе от та-

ковых по нитратному источнику, наблюдалось в течение 30—35 дней с момента появления всходов, но затем растения по аммиаку стали развиваться интенсивнее и в момент их фотографирования (19.VII),



Фиг. 3. Величина корней сахарной свеклы, выращенных при различных дозах фосфора на фоне аммиака

т. е. в 70-дневном возрасте, они уже сравнялись с растениями, развивающимися по нитратам, а в конце вегетации даже обогнали их.

Кроме различия в росте по отдельным вариантам схемы наблюдалось некоторое различие и в окраске листьев. Так, например, по ам-

Фиг. 4. Величина корней сахарной свеклы, выращенных при различных дозах фосфора на фоне аммиака

миачному источнику азота листья свеклы отличались интенсивностью зеленой окраски, по нитратному — окраска листьев была бледнозеленой.

Заключение

Мы рассмотрели данные по содержанию редуцирующих сахаров в отдельных частях растения в различные сроки развития сахарной свеклы; проследили характер связи между содержанием редуцирующих сахаров в пластинке и черешках и сахаронакоплением в корнях сахарной свеклы; установили зависимость между дозами фосфора, формами азота и сахаронакоплением и содержанием редуцирующих сахаров в свекловичном растении; выявили некоторые особенности азотистого обмена в свекле в связи с фосфатным и азотным питанием растения.

Анализы на редуцирующие сахара показали, что во всех фазах развития растения, по всем дозам фосфора аммиачное питание по сравнению с нитратным создает более высокое содержание редуцирующих сахаров (табл. 1).

Основываясь на наших данных, можно констатировать, что нитратное питание приводит к понижению содержания редуцирующих сахаров по сравнению с аммиачным.

Падение редуцирующих сахаров в пластинке листа и черешках с возрастом растения, с одной стороны, связано с интенсивностью миграции углеводов из листьев в корень, а с другой, с интенсивностью накопления сахарозы в корнях.

Если сопоставить данные об отношении содержания редуцирующих сахаров пластинки листа к содержанию их в черешках с данными содержания сахарозы в корнях, то можно предположить, что интенсивность накопления сахарозы в корнях в известной мере связана с соотношением редуцирующих сахаров в пластинке и черешках. Чем равномернее нарастает это отношение в различные периоды развития растения, чем ниже это отношение, тем интенсивнее происходит накопление сахарозы в корнях сахарной свеклы.

На основании существующих в литературе ([17, 19]) представлений, а также рассмотренных в статье экспериментальных данных, мы можем предполагать, что фосфорная кислота принимает самое деятельное участие в процессах синтеза сахарозы и передвижении углеводов. Роль фосфора в углеводном обмене свекловичного растения, повидимому, можно определить следующими моментами: а) фосфор активирует энолизацию глюкозы во фруктозу; б) фосфор способствует образованию фуранозной формы фруктозы ([8]) и тем самым создает благоприятные условия синтеза сахарозы; в) фосфорное голодание в наиболее интенсивный период синтеза углеводов нарушает нормальный ход миграции углеводов из надземной части в корень (см. табл. 1 и 2), создавая при этом значительно более высокий процент редуцирующих сахаров в пластинках и черешках сахарной свеклы; г) анализы корней свеклы на вредный азот показывают, что роль фосфора проявляется и в снижении вредного азота и тем самым в коренном улучшении качества сахарной свеклы. Увеличение вредного азота при отсутствии фосфорной кислоты наверняка связано с ослаблением процесса синтеза белковых соединений и, может быть, с частичным распадом их, что согласуется с данными анализа белковых соединений в пластинке листа, где при исключении фосфора процент белкового азота к общему во времени падает, так, например: с фосфором в 75-дневном возрасте растения процент белкового азота к общему равняется 84.17, а при 165-дневном возрасте падает до 80.76, без фосфора же соответственно мы имеем 84.17 и 71.14.

Выводы

Чувствительность сахарной свеклы к недостатку фосфора резче всего проявляется на аммиачном фоне, чем на нитратном. По аммиачному фону — замедленное развитие и пониженный синтез сахарозы, при повышенном накоплении вредного азота.

Поступило
15. VI. 1937

ЛИТЕРАТУРА

[1] Абезгауз И. Л., Работы сети опытных полей Сахаротреста, вып. 1, 1927.
[2] Владимиров А. В., Труды ВИУА, Азотные удобрения, вып. 3, 1934.
[3] Дикусар И. Г., Из результатов вегет. опытов и лабор. работ, т. XIV, 1928; Научно-агроном. журнал, № 1,1929; Журнал сах. пром-сти, № 7-8, 1930.
[4] Иванов Н. Н., Методы физиологии и биохимии растений, 1930.
[5] Кизель А. Р., Практическое руководство по биохимии растений, 1934.
[6] Любарская А. С., Работы сек. химизации ЦИНС, вып. 18, 1934.
[7] Надеждин А. М., Удобрение и урожай, № 6, 1929 и № 1, 1930.
[8] Опарин А. и Курсанов А., Журнал сах. пром-сти, V, № 7-8, 1931; Biochem. Ztschr., 239, 1, 1931.
[9] Прянишников Д. Н., Известия Петровской академии, 1889—1891 гг.
[10] Прянишников, Частное земледелие, 1931.
[11] Прянишников, Агрохимия, 1934.
[12] Прянишников, Юбилейный сборник, т. II.
[13] Прянишников Д. Н. и Иванова В. С., Из результатов вегет. опытов и лабор. работ, т. XIV, 1928.
[14] Ремер Г., Свекловодство.
[15] Рождественский Б. И. и Найдин П. Г., Краткий отчет по полевым опытам Харьковской обл. с.-х. оп. станции, № 23, 1926.
[16] Рубин Б. А. и Фениксова Р. В., Журнал сах. пром-сти, 3, № 7-8, 1929.
[17] Сисакян Н. М., Сборник науч. работ комсомольцев АН СССР, стр. 366, 1936; Биохимия, т. I, вып. 4, 1936.
[18] Смирнов А. И., Planta, 6, 687, 1928.
[19] Смирнов А., Стром Э. и Кузнецов С., Известия ОМЕН, № 2, 1938.
[20] Товарницкий В. И. и Максимович А. Е., Работы агрохим. лабор. Ивановской станции, вып. XVIII, стр. 62, 1930.
[21] Mevius, W. u. Engel N., Planta, 13, 1, 1929.
[22] Mothes K., Ber. d. deutsch. bot. Ges., 46, 59—67, 1928; Planta, 12, 686, 1931.
[23] Pirschle K., Planta, Bl. 9, 84, 1929.

N. M. SYSSAKYAN: THE EFFECT OF THE FORMS OF NUTRITIONAL NITROGEN AND OF PHOSPHORUS SUPPLY ON THE FORMATION OF CARBOHYDRATES AND NITROGENEOUS COMPOUNDS IN THE SUGAR BEET

SUMMARY

The present investigation was undertaken with the object of studying the connection between phosphoric and nitrogen nutrition of the sugar beet and the intensity of formation of soluble carbohydrates and nitrogeneous compounds. The sugar beet was cultivated under conditions of constant flow sand cultures on ammonia and nitrate as sources of nitrogen with the addition of 0.8, 1.6, 10.0 mg P_2O_5 to one litre of the nutrient solution.

Analyses for carbohydrates and nitrogeneous compounds were performed separately at various periods of the development of the plant of different organs, namely the leaf blade, stem and the root.

As a result of the investigation the following data were obtained.

1. Analyses for reducing sugars showed that at all stages of development of the plant and with each of the three levels of phosphorus supply in the nutrient medium, ammonia nutrition yields a higher content of reducing sugars (see Table 1) than nitrate nutrition.

Our data justify the conclusion that nitrate nutrition leads to a decrease in the content of reducing sugars, as compared to ammonia nutrition.

2. The fall in reducing sugar content of the leaves with age established in the present study (see Table 2) depends, on the one hand, upon the intensity of migration of carbohydrates from the leaves to the root and on the other hand, upon the intensity of storage of saccharose in the roots.

3. A comparison of the data on the ratio of the content of reducing sugars in the leaf blade to their content in the stems (see Table 2), with the data on the content of saccharose in the roots (see Table 3), entitles the author to assume that there exists a certain correlation between the intensity of saccharose storage and the ratio of the reducing sugar contents of the blade and stems. The more regular by this ratio increases of throughout the various periods of development, the lower is numerical value, the more intensely does the storage of saccharose proceed in the roots of the beet plant.

On the basis of views exposed in literature ([9, 23]) and also of the experimental data discussed in the present paper, the author concludes that phosphoric acid takes a most active part in the processes of saccharose synthesis and in the translocations of carbohydrates. The rôle of phosphorus in the carbohydrate metabolism of the beet plant apparently rests on the following effects: a) phosphorus activates enolization on the system glucose fructose; b) phosphorus facilitates the formation of the furanose form of fructose ([24]) thus ensures favourable conditions for the synthesis of saccharose; c) phosphorus starvation at the period of most intense sugar accumulation disturbs the normal course of migration of carbohydrates from the upper terrestrial parts of the plant to the root.

4. Determinations in selected samples of the so-called «noxious» nitrogen in the roots of sugar beet showed that normal phosphate nutrition lowers the amount of «noxious» nitrogen.

The increase of noxious nitrogen when phosphoric acid is absent, is doubtless connected with the depression of the synthesis of protein compounds and possibly with their partial desintegration. This is in accordance with the results of analysis of the leaf blade for protein compounds phosphorus starvation causing a gradual decrease with time at the percentage ratio of protein nitrogen to total nitrogen in the leaf. Thus, for example, in a 75 day-old plant reared with phosphorus the percentage of protein nitrogen to total nitrogen equals 84.17 and at an age of 165 days it drops to 80.76%. Without phosphorus the corresponding values are 84.17 and 71.14 respectively.

5. As a general conclusion we may set up the following statements: The sensitivity of the sugar beet to phosphorus deficiency is more sharply manifested with an ammonia as nitrogen source than with nitrate. With the former-retarded development, decreased saccharose synthesis and increased accumulation of noxious nitrogen are noted.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Н. М. СИСАКЯН

ВЛИЯНИЕ ПЕРИОДОВ ФОСФАТНОГО ПИТАНИЯ НА САХАРОНАКОПЛЕНИЕ У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

(Представлено академиком А. Н. Бахом)

Свекловичное растение подвергалось фосфатному голоданию в течение вегетации. В результате исследования различных фракций растворимых углеводов установлена зависимость сахаронакопления, в особенности образования мальтозы и сахарозы в корнях свеклы, от периодов питания и обеспеченности фосфором растения.

Поставленная во всю ширь стахановцами социалистического земледелия проблема о так называемой подкормке свекловичного растения в настоящее время еще в достаточной мере не изучена. Между тем она имеет решающее значение в деле максимального использования удобрения, в особенности установления рациональных сроков внесения их под различные растения.

Из имеющихся в литературе данных нам известно, что злаки обладают способностью удовлетворять свои потребности в фосфоре в первый период развития.

Опытами Gericke (7), Домантовича (1), Туевой (6) и др. было установлено, что ячмень, выращенный на полной питательной смеси в первый период развития, а затем перенесенный в последующем на растворы без фосфора не только не уменьшал урожая, но даже дал по сравнению с растениями, находящимися непрерывно на полной питательной смеси, больший урожай. Позднее справедливость этого положения по отношению к овсу была доказана Евсеевым (2). Однако прямых опытов, касающихся установлений связи между периодами фосфатного питания и характером биологических процессов, совершающихся в растениях, по отношению к свекловице нам неизвестно. Сисакяном (3, 4) были показаны значительное понижение количества сахарозы при недостатке фосфорной кислоты в питательной среде на различных фонах азотистого питания и, наконец, нарушение нормального процесса сахаронакопления вследствие фосфатного голодания свекловичного растения в период наиболее интенсивного сахарообразования. Однако вопрос о том, каково влияние начального фосфатного голодания на процесс накопления углеводов у сахарной свеклы, остался неясным. Задача, поставленная перед данной работой, сводилась к изучению характера связи между периодами фосфатного питания и процессом сахаронакопления у сахарной свеклы.

В данном исследовании применялась следующая методика: свекловичное растение выращивалось в условиях песчаных текучих

культур на аммиачном источнике азота при неодинаковых дозах фосфора в питательной среде в отдельные периоды развития растения. Определение углеводов производилось в три срока в течение вегетации по общеизвестной схеме Кизеля. Редуцирующая способность до и после гидролиза определялась методом Бертрана. Остальные операции, связанные как с выращиванием растения, так и с исследованием угловодов, аналогичны тем, которые применялись автором в другом опыте (3).

Экспериментальная часть

Изучение состава углеводов в зависимости от периодов фосфатного питания сахарной свеклы дало следующие результаты:

Таблица 1

Содержание растворимых углеводов в сахарной свекле в зависимости от периодов фосфатного питания растения
(В процентах от сухой массы)

Условия питания	Дата взятия проб	Органы растения	Сахара		
			редуцирующие	сахароза	мальтоза
1	2	3	4	5	6
10 мг P_2O_5 непрерывно	21.VII	Пластинка листа	0.79	0.50	0.64
		Черешок	10.50	1.97	1.00
		Корень	0.34	29.93	0.58
	1.IX	Пластинка листа	1.76	1.05	1.53
		Черешок	16.50	3.09	0.64
		Корень	1.65	45.30	0.97
	19.X	Пластинка листа	3.13	1.65	2.11
		Черешок	10.86	3.13	0.37
		Корень	1.42	56.98	0.79
Без P_2O_5 до 1.VII; с 1.VII 10 мг P_2O_5	21.VII	Пластинка листа	0.42	0.36	1.73
		Черешок	3.61	0.55	1.91
		Корень	0.99	19.12	3.50
	1.IX	Пластинка листа	0.98	1.25	1.20
		Черешок	13.5	0.74	1.47
		Корень	1.45	38.00	4.73
	19.X	Пластинка листа	2.04	0.59	2.48
		Черешок	12.40	2.49	—
		Корень	1.34	46.00	2.80
10 мг P_2O_5 до 23.VII; с 23.VII 0.8 мг P_2O_5	1.IX	Пластинка листа	1.95	0.60	0.36
		Черешок	21.32	2.61	0.91
		Корень	1.67	36.55	—
	19.X	Пластинка листа	2.72	0.88	1.51
		Черешок	14.40	2.86	0.49
		Корень	1.63	49.07	4.20
10 мг P_2O_5 до 23.VII; с 23.VII 3.2 мг P_2O_5	1.IX	Пластинка листа	1.50	0.48	0.99
		Черешок	13.75	4.27	—
		Корень	1.33	31.11	—
	19.X	Пластинка листа	2.20	1.33	0.67
		Черешок	9.10	2.31	1.08
		Корень	1.57	46.17	6.72

Просмотр данных табл. 1 показывает, что процент редуцирующих сахаров как в пластинке листа, так и в корнях по всем вариантам схемы опыта с их возрастом повышается; так, например, при непрерывном питании фосфором количество редуцирующих сахаров в пластинке листа от 0.79 в начале интенсивного периода сахаронакопления доходит до 3.13 в период уборки. По этим же срокам процент редуцирующих сахаров в корнях достигает от 0.34 до 1.42. Порядок нарастания редуцирующих сахаров по остальным вариантам схемы в общем аналогичен вышеприведенному.

Однако, если обратимся к цифрам по содержанию сахарозы в пластинке листа и в корнях, то темп нарастания количества сахарозы в зависимости от условий фосфатного питания коренным образом меняется. При непрерывном питании растения фосфором процент сахарозы как в пластинке, так и в корнях в течение всей вегетации интенсивно растет, т. е. сахарообразование с конца июля и до уборки растения равномерно и заметно усиливается. В растениях, подвергнутых фосфатному голоданию с момента посева (20/V) и до 1/VII, количество сахарозы в корнях резко увеличивается, в пластинке же листа такого стойкого повышения процента сахарозы не заметно.

Последующее уменьшение фосфорной кислоты в питательной среде в значительной мере сказывается на ходе накопления сахарозы в корнях. Если сравнивать процент сахарозы по срокам анализа в растениях, подвергнутых как начальному, так и последующему фосфатному голоданию, с таковыми у контрольных растений, то становится очевидным ослабление хода синтеза сахарозы (если о нем судить по количеству накопившегося тростникового сахара при фосфатном голодании растения).

Значительный интерес наряду с накоплением сахарозы в корнях представляет количество мальтозы в отдельных органах свекловицы. Прежде чем перейти к рассмотрению цифр по содержанию мальтозы, необходимо указать, что, как это было установлено автором [3] в другой работе по методу Кизеля, наряду с мальтозой улавливаются еще и другие сахара типа мальтозы, неизвестной еще природы. Однако сравнительная оценка двух методов определения мальтозы — методом Кизеля и методом Шапиро-Преферансовой — показала, что в основном, где исключена возможность образования мальтозного типа сахара, оба метода дают вполне сходные результаты. Но если даже не принимать во внимание (чего нельзя делать) приведенного выше соображения, то налицо явное накопление мальтозы как раз в растениях, подвергнутых фосфатному голоданию. Наряду с явным преобладанием мальтозы в корнях свеклы мы наблюдаем увеличение ее количества в листьях по мере старения их. Это положение, подмеченное еще раньше Смирновым [5], находит свое подтверждение и в данном опыте.

Для получения полного представления о влиянии фосфатного голодания на урожай корней, интенсивность накопления углеводов и в особенности на интенсивность образования сахарозы в них мы приводим табл. 2.

Табл. 2 дает нам возможность судить о влиянии фосфатного голодания как в начале развития, так и в период сахаронакопления на ход накопления углеводов и на урожай корней сахарной свеклы.

Как видно из таблицы, фосфатное голодание независимо от того, в какой период растения были подвергнуты ему, отражается на свекле крайне неблагоприятно, а именно как начальное, так и последующее фосфатное голодание обусловливает значительное понижение

Таблица 2

Влияние фосфатного голодания на продуктивность свекловичного растения

В процентах к контролю	Схема опыта			
	10 мг P_2O_5 непрерывно	Без P_2O_5 до 1.VII; с 1.VII 10 мг P_2O_5	10 мг P_2O_5 до 23.VII; с 23.VII 0,8 мг P_2O_5	10 мг P_2O_5 до 23.VII; с 23.VII 3.2 мг P_2O_5
Углеводы	100	84.71	92.75	90.31
Сахароза	100	80.85	86.10	81.02
Вес одного корня	100	101.81	105.01	99.28

количества углеводов. Наиболее сильно сказывается на углеводном обмене начальное фосфатное голодание. В особенности следует отметить и то, что фосфатное голодание в первую очередь и больше всего сказывается на интенсивности образования сахарозы, в то время как средний вес одного корня почти не изменяется и даже, как это видно из табл. 2 по одному варианту схемы, средний вес корня больше при уменьшении в питательной среде дозы фосфора.

Внимательный просмотр материалов табл. 1 обнаруживает, что повсеместное понижение процента сахарозы в корнях свекловицы при фосфатном голодании сопровождается значительным увеличением количества мальтозы.

Сравнительная оценка двух методов определения сахарозы в корнях сахарной свеклы облегчает понимание роли фосфорной кислоты в углеводном обмене сахарной свеклы.

Как видно из табл. 3, мы не получаем совпадения сахаристости, определенной методом Бертрана, т. е. редуктометрически и при помощи поляриметра. Это обстоятельство лишний раз указывает на ошибочность показаний сахаристости, полученных с помощью поляриметра.

Таблица 3

Сравнительная оценка сахаристости по Бертрану и поляриметром

(Процент сахарозы от сухой массы)

Схема опыта	По Бертрану	Поляриметром	Процент мальтозы	Расхождение в пользу поляриметра
10 мг P_2O_5 непрерывно	56.97	62.40	0.79	+5.43
Без P_2O_5 до 1.VII; с 1.VII 10 мг P_2O_5	46.00	48.00	2.8	+2.00
10 мг P_2O_5 до 23.VII; с 23.VII 0.8 мг P_2O_5	49.07	66.0	4.2	+7.07
10 мг P_2O_5 до 23.VII; с 23.VII 3.2 мг P_2O_5	46.17	52.0	6.72	+5.83

Значительное увеличение содержания мальтозы и тот разрыв, который получается между показанием поляриметра и редуктометрии при фосфатном голодании растения, в особенности, когда последнее совпадает с периодом усиленного сахаронакопления, указывают на фундаментальное значение фосфора в углеводном обмене растения.

Необходимо отметить резкое отставание сахарной свеклы, выращенной на смеси, лишенной фосфорной кислоты в начале развития

Фиг. 1. Рост сахарной свеклы при фосфатном голодании

растения. После включения фосфора в питательную смесь растения, развивающиеся до этого времени без фосфора, стали сильно догонять контрольные. В конце вегетации как по общему виду развития расте-

Фиг. 2. Общий вид сахарной свеклы, выращенной в различных условиях фосфатного питания

ния, так и по весу ботвы и корней не было заметной разницы между отдельными вариантами схемы.

Фигуры, приводимые в тексте, дают ясное представление об общем ходе развития растения.

На фиг. 1 представлены растения, развивающиеся на полной питательной смеси, и растения, развивающиеся на питательной смеси, лишенной фосфора. На фиг. 2 — общий вид сахарной свеклы перед уборкой по отдельным вариантам схемы опыта.

Выводы

1. Исследование углеводов сахарной свеклы, выращенной по различным дозам фосфора в питательной среде, дало следующие результаты:

а) С возрастом растения количество редуцирующих сахаров как в пластинке, так и в корнях увеличивается.

б) Мальтозная фракция растворимых углеводов, за исключением одного варианта схемы (10 мг P_2O_5 до 23/VII; с 23/VII 3.2 мг), со старением листовой пластинки довольно значительно повышается.

в) Фосфатное голодание независимо от срока развития отражается на свекле крайне неблагоприятно: фосфатное голодание обусловливает значительное накопление мальтозы в корнях сахарной свеклы, при заметном понижении в них содержания сахарозы.

г) Результаты поляриметрических определений сахарозы свидетельствуют о несовпадении их с результатами редуктометрии. Это обстоятельство лишний раз указывает на ошибочность показаний сахаристости, полученных с помощью поляриметра.

2. На основании наших исследований мы приходим к общему заключению о том, что для повышения сахаристости сахарной свеклы необходимо обеспечить достаточный уровень фосфатного питания в период усиленного сахаронакопления.

Институт биохимии.
Академия Наук СССР.

Поступило
15. VI. 1937

ЛИТЕРАТУРА

[1] Домантович, Исследования о фосфатном питании культурных растений, 1928.
[2] Евсеев И. Д., Известия АН СССР, серия VII, № 1, 1935.
[3] Сисакян Н. М., Биохимия, т. I, вып. 4, 1936.
[4] Сисакян Н. М., Известия ОМЕН, № 2, 1938.
[5] Смирнов А. И., Работы агрохим. секции ЦИНС, 1, 1932.
[6] Туева О. Ф., Известия Биологич. научно-иссл. ин-та и Биологич. станции при Пермском гос. ун-те, вып. 6, 1929.
[7] Gericke F., Bot. Gazette, v. LXXX, 1925.

N. M. SYSSAKYAN. THE INFLUENCE OF PERIODS OF PHOSPHATE NUTRITION ON SUGAR STORAGE IN THE SUGAR BEET

SUMMARY

In order to establish the dependance between the periods of phosphate nutrition of the plant and the sugar storage in the sugar beet, the following experiment was carried out. A beet plant was grown under conditions of constant flow sand cultures with a varying supply of phosphorus in the nutrient medium at different periods of the development of the plant. Sugar storage was computed three times during vegetation according to the Kiesel scheme. The reduction capacity before and after hydrolysis was determined by the Bertrand method.

1. The experiment gave the following picture (see Table 1) of the content of carbohydrates in the beet plant: a) the amount of soluble

carbohydrates in a blade of sugar beet leaf increases markedly with the age of the plant, which is in accordance with the data of many investigators. Hence it follows that conditions favouring rapid migration of carbohydrates from the leaves to the root should be ensured during the period of the highest rate of sugar storage; b) phosphate deficiency affects the beet most unfavourably at any period of development of the plant, viz., phosphate deficiency, either at the onset or at later stages of development causes a substantial accumulation of maltose in the roots of the sugar beet while there is a definite drop in saccharose content.

2. The results of polarimetric determinations of saccharose (see Table 3) are not consistent with the results of reductometry (Bertrand). The above circumstance points once again to the fallacy of evidence as to sugar content obtained by means of the polarimeter.

3. The substantial increase in maltose content and the discrepancy between the polarimetric readings and the reductometry values in phosphate deficiency of the plant and especially when this coincides with the period of active sugar storage, points to the fundamental importance of phosphorus in the carbohydrate metabolism of the beet. We are justified to conclude that an adequate supply of phosphate must be ensured during the period of active sugar storage in order to increase the sugar content of the sugar beet.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. П. ЩЕРБАКОВ

ВЛИЯНИЕ КАЛИЯ НА УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН В ОТСУТСТВИЕ ФОТОСИНТЕЗА

(*Представлено академиком* А. Н. Бахом)

Значение калия в обмене веществ растительного организма многообразно. Его влияние обнаруживается и на углеводном балансе. Проведена серия опытов с горохом в водных культурах. Горох развивался в отсутствие света и в условиях различной обеспеченности калийным питанием. В различных стадиях развития детально изучены в отдельных органах растения: изменения углеводного комплекса, изменения сухого и сырого веса и содержание калия.

В соответствии с теоретическими предположениями констатировано значительно большее накопление растворимых форм углеводов у растений, развивающихся при остром недостатке калия, а также пониженное количество полисахаридов, по сравнению с растениями, нормально снабжавшимися калием.

При недостатке калия расход органического материала повышается, гидролитические процессы усиливаются.

Содержание воды в растительных тканях стоит в прямой зависимости от степени снабжения растений калием.

Первичными прочными продуктами фотосинтеза являются простые углеводы, а именно гексозы, возникающие как переходные вещества, которые в дальнейшем служат в качестве первоисточника энергии и материала для построения более сложных ди- и полисахаридов, а также всего многообразного состава органических соединений растительного организма.

Взгляд на то, что калий участвует в образовании углеводов, относится ко времени Libieg'a [10], который отметил это еще в начале прошлого столетия. Впрочем, аналогичные указания мы встречаем также у Saussure, Burner и Lucanus и др.

Позднее более подробно изучал этот вопрос Nobbe [50], показав на гречихе, выросшей в водных культурах, прямую связь между содержанием калия и накоплением крахмала в листьях. При этом автор высказал мнение, в дальнейшем так широко развитое Stoklasa [62], что калий безусловно необходим для синтеза крахмала в хлорофиле. Lupke [42], продолжая работу в этом же направлении, справедливо замечает, что Nobbe в своих опытах не мог найти крахмала в листьях гречихи в отсутствие калия, так как в этом случае могли образоваться растворимые формы сахаров. Далее, в 1893 г. Barth [25], изучая процессы созревания винограда, показывает прямую связь между накоплением сахара в винограде и содержанием в нем калия, приписывая калию большую роль в транспорте углеводов из листьев в ягоду.

Наконец, более обстоятельные и убедительные данные мы находим у Wilfart и Wimmer ([67]). Отметив благоприятное влияние калия на развитие овса, гороха, люпина и других культур, авторы сообщают весьма интересные наблюдения: в отсутствие азота зерно (даже при очень низком урожае) всегда было богаче крахмалом; в отсутствие же калия если и образуется зерно, то оно всегда щуплое и бедное крахмалом.

Дальнейшие наблюдения, сделанные теми же авторами на сахарной свекле ([68]), показывают, что процент сахара в корнях свеклы возрастал (с 2.2 до 15.3%) в сосудах с калием (песчаные культуры) параллельно с общим ростом урожая. В то же время процент ботвы в урожае снижался, т. е. шло весьма резкое разрастание корня и накопление сахара. Минуя значительное число работ чисто агрономического характера, доказывающих влияние калия на накопление крахмала в клубнях картофеля и сахара в сахарной свекле, мы остановимся лишь на тех, которые представляют наибольший интерес в связи с нашей работой.

В свете работ его времени, исследования Prinsen-Geerlings ([52]) представляли собой резкое противоречие общепринятым положениям. Автор, обследовав 891 образец сока сахарного тростника в различных частях Явы, обнаружил во многих случаях высокое содержание сахара при низком содержании калия. Подобное наблюдение вызвало нескрываемую иронию и резкое возражение со стороны ряда исследователей. Но, как бы в подтверждение этих исследований через год появляется работа Campbell ([27]), в которой автор показывает, что в отсутствие калия сахарная свекла накапливала большее количество моноз, чем по полному удобрению (увеличение на 103%). Автор предполагает, что отсутствие калия задерживает энзиматические процессы превращения моноз в ди- и полисахариды. Последние работы внесли нечто принципиально новое в подход к изучению влияния калия на углеводный обмен. Не ограничиваясь изучением одной какой-либо фракции углеводного комплекса (крахмалом у картофеля или тростниковым сахаром у свеклы), была сделана попытка связать эти данные со всей суммой углеводов в растительном организме. Такие, правда, первые и еще недостаточно убедительные объяснения все же характеризуют более глубокий подход к исследованию, чем это было ранее.

Огромный период времени охватывают работы Stoklasa ([62]), изучавшего влияние калия на углеводный баланс у ячменя, сахарной свеклы и других растений. Как результаты мночисленных трудов они представлены в известной монографии по возделыванию сахарной свеклы ([62]). Работы Stoklasa хотя и не получили широкого признания в своей теоретической части, однако все же в области углеводного обмена они безусловно представляют собой стройную и законченную концепцию. Все рассуждения автора сводятся к одному: калий принимает непосредственное участие в механизме построения и превращения углеводов, при этом характер участия калия в этом процессе автору представляется таким:

1. $K_2CO_3 + CO_2 + H_2O = 2\ KHCO_3$
2. $KHCO_3$ на свету дают $= K_2CO_3 + HCOOH + O$
3. H. COOH « » $= H.\ C\begin{matrix} /\!/O \\ \backslash H \end{matrix} + O$
4. n (HCOH : . . . . . (CH_2O) n

Желая подкрепить эту схему эксперментальным доказательством, Stoklasa сделал попытку получить углеводы in vitro ([63]). Однако эти опыты абсолютно не могли быть перенесены на фотосинтез в растении и встречают по сей день резкие возражения. Наконец, в самое последнее время Stoklasa и др. выступили с утверждением, что радиоактивность калия стоит в прямой связи с фотосинтезом растений ([64, 70]). В прорастающих семенах, помещенных в стеклянные трубки над солями калия, как указывают авторы, энергия прорастания семян будто бы резко возрастала. При дальнейшем развитии растений трубочки с калием помещались близ листьев. В итоге «облучаемые калием» растения увеличивали урожай в 3 раза по сравнению с нормальным рядом. В равной мере, по утверждению Stoklasa, под влиянием радиоактивности калия даже ночью растения увеличивали органическую массу. Однако последние соображения автора нам кажутся просто фантастичными. Против всех этих утверждений говорит неоспоримый факт необходимости для фотосинтеза света и хлорофила. Простые опыты показывают, что выключение света останавливает ассимиляцию, хотя бы растения и имели вполне достаточно калия. Правда, Stoklasa пишет о влиянии света и хлорофила, однако неизвестно, какая же роль остается за ними, если растения в отсутствие света не только ассимилировали CO_2, но и синтезировали органическую массу. Наоборот, Jacob ([36]) выдвигает фотоэлектрический эффект калия на первый план. Он видит в сильно электроположительном характере калия, т. е. в той незначительной энергии, какая возникает при отскакивании его электронов, разъяснение влияния калия на ассимиляцию углекислоты и говорит о хлорофиле лишь как об абсорбенте этой энергии. Окружающие атомное ядро электроны должны под влиянием света выскакивать из своей орбиты (фотоэлектрический эффект), а далее они действуют уже, как катодные лучи. Благодаря такому толкованию необходимость хлорофила наряду с калием становится понятной. При этом должно возникать такое состояние хлорофила, при котором, по мнению автора, возможно при участии CO_2 и воды образование формальдегида. Однако и эта гипотеза также встречает серьезные возражения ([24, 43, 57]) уже по одному тому, что и другие металлы, особенно щелочные, также обладают способностью показывать фотоэлектрический эффект.

Непосредственная связь водного режима с углеводным балансом в растении установлена многими авторами ([41, 45, 48]).

Schröder и Harn ([60]) так же, как и Schröder и Hermann ([61]), обнаружили, что с наступлением заметного подвядания листьев при нормальном питании растений повышался распад крахмала и происходило увеличение главным образом тростникового сахара. Аналогичное явление было в опыте Васильева ([65]). При наступающем водном дефиците еще до едва выраженной потери тургора, сначала заметно понижалось содержание растворимых сахаров, вследствие задержки фотосинтеза, а затем начинался усиленный гидролиз полисахаридов и накопление тростникового сахара, который в последующей стадии также подвергался расщеплению, с образованием моноз.

Пониженное содержание воды, ослабленная ассимиляция и фотосинтез создают предпосылки к тому, чтобы образующиеся простые сахара служили лишь материалом для дыхания; благодаря этому количество полисахаридов не увеличивается и накопления органической массы не происходит. В том же случае, если фотосинтез не покрывает потребности в углеводах для дыхания, должен происходить расход сложных полисахаридов, начиная от дисахаридов до клетчатки. В этом направлении мы находим экспериментальные подтверждения у ряда

авторов. Отмечается, что, несмотря на хорошее освещение, при недостатке калия замечалось понижение количества крахмала в хлоропластах и увеличение растворимых углеводов и, в частности, редуцирующих сахаров ([40, 49, 58, 59]). Подобный факт мы находим также в работе Remy и Liesegang ([53]), проведенной с картофелем. Более быстрое опустошение листьев от крахмала (после затемнения) у растений, выросших без калия, по сравнению с растениями, нормально питающимися, привело авторов к выводу о пониженной ассимиляции и фотосинтезе. Однако в этом случае авторы не учитывали возможности накопления растворимых углеводов за счет распада полисахаридов.

Большая работа Егорова ([4]), посвященная влиянию калия на углеводный баланс, пока остается еще одной из немногих у нас в СССР работ, раскрывающих с достаточной степенью убедительности некоторые стороны влияния калия на углеводный обмен. Многочисленные опыты (почвенные, песчаные и водные) с различными культурами обнаружили у автора общие, правда, в различной степени выступающие, явления: растения, лишенные калия, имели большее содержание растворимых углеводов. В кукурузе с выключением калия из питательной среды было обнаружено на 18.5% больше общего количества углеводов и, в частности, раза в 2—2½ больше сахарозы. У свеклы и пшеницы сахарозы примерно также в 2 раза больше по сравнению с растениями нормального ряда. Несколько пестрые данные, повидимому, зависящие от характера культур и разного времени снятия урожая, в опытах Егорова мы находим по содержанию крахмала. То его меньше, то больше в сериях без калия, чем в серии с калием.

Автор не дает исчерпывающего объяснения роли калия, однако склоняется к тому, что наличие большего оттока растворимых углеводов из листьев в корни у растений в сериях с калием достаточно заметно и позволяет предполагать, что калий участвует в транспорте углеводов, в отсутствие которого (калия) отток углеводов из листьев нарушается.

Дальнейшие работы Jenssen, Bartholomew ([40, 39, 38]) и Nightingale ([49]) с томатами, с одной стороны, и Hartt ([35]) с сахарным тростником, с другой — показали, что при недостатке калия обнаруживается высокое процентное содержание редуцирующих сахаров. Содержание всей суммы сахаров (т. е. общее количество после инверсии) в отжатом соке листьев различных растений, по данным Boning ([26]), было значительно меньшее у растений с избытком калия, чем у растений без калия. Последние показывали высокое содержание сахара. В то же время этот автор отмечает слабое образование крахмала при недостатке калия и сильное при наличии его, и, наконец, в первом случае гидролиз крахмала был более быстрый, а во втором — протекал значительно медленнее. В результате автор приходит к выводу, что присутствие калия благоприятствует образованию крахмала и замедляет диастатическую деятельность энзимов. Все эти наблюдения говорят об известных сдвигах в деятельности ферментов, которые определяют соотношения между моно- и дисахарами в зависимости от наличия в растении калия.

Известно, что содержание различных групп углеводов определяется не только интенсивностью света, содержанием углекислоты в воздухе и пр., т. е. всеми теми внешними условиями, которые безусловно играют большую роль в направлении и скорости данного процесса, но также и внутренними факторами, т. е. состоянием протоплазмы, направленностью действия энзимов, их активностью и пр. Необходи-

мо оговориться, что эти так называемые внутренние факторы не являются автономными, т. е. независимыми от условий, создающихся в протоплазме и в окружающей среде.

Участие ферментов в синтезе и распаде сахаров общеизвестно. При определенных условиях температуры, водного режима и пр. работа фермента может быть направлена в сторону синтеза, при других условиях тот же фермент может работать в обратном направлении.

Высказанное и теоретически обоснованное Вант-Гоффом мнение об обратимости действия ферментов в настоящее время подтверждено целым рядом авторов в отношении мальтазы, амилазы и других ферментов. Классическим примером в этом отношении может служить сахараза. Опарин [13] привел существенный аргумент в защиту идентичности фермента синтеза и распада. Получив in vitro ферментативным путем тростниковый сахар, автор в то же время указал, что при расщеплении тростникового сахара на глюкозу и фруктозу последняя возникает в очень нестойкой и поэтому реактивной форме, а именно в форме am-фруктозы, имеющей короткий кислородный мостик в положении 2—5, которая в момент отщепления от молекулы тростникового сахара очень быстро переходит в n-фруктозу, форму, более устойчивую, при этом кислородный мостик перемещается в положение 2—6. Весь процесс может быть представлен схематически в следующем виде:

$$\text{Сахароза} \xrightleftharpoons{+\,H_2O} \text{n-глюкоза} + \text{am-фруктоза} \rightleftarrows \text{n-фруктоза}$$

При быстром расходе продуктов гидролиза (например, при усиленном дыхании и пониженной энергии фотосинтеза) этот гидролиз, повидимому, идет до конца, т. е. в этом случае равновесие нарушается, и процесс идет в сторону образования n-глюкозы и n-фруктозы, благодаря чему инвертный сахар, в котором фруктоза находится в малореактивной форме, не может служить для синтеза сахарозы. Так как этот синтез может быть лишь в присутствии am-фруктозы, то с изменением условий можно направить процесс и в обратную сторону, если обеспечить переход стабильной формы n-фруктозы в неустойчивую форму am-фруктозы. Подобные реакции обязаны двусторонней деятельности сахаразы. При этом переход стабильной n-гексозы в лабильную am-гексозу происходит при участии фермента — гексокиназы [46].

Вышеприведенный литературный материал заставляет предполагать, что соответствующие изменения в содержании сахарозы в растениях, отмеченные Егоровым [4], Schröder [60, 61] и др., обязаны повышению синтетической деятельности сахаразы. Впрочем, этот вопрос получает не только косвенные подтверждения. Наибольшая деятельность амилазы у сахарного тростника, т. е. ее активность, сильно возрастала в отсутствие калия, по наблюдениям Hartt [35], Машковцева [12] и др. [31, 67, 68]. То же самое наблюдали Doby и Hibbard [29, 30] в листьях сахарной свеклы в отношении сахаразы и амилазы. В другой работе Hartt [33], тоже с сахарным тростником, отмечено, что недостаток калия, резко ухудшая общее развитие растения, понижал содержание крахмала, активность каталазы и инвертазы. Одновременно обнаруживалась повышенная активность диастазы; происхо-

дило большее накопление редуцирующих сахаров и дисахаров; ослаблялась кутинизация, наступало сильное одревеснение растения и ослабленная сопротивляемость к пониженным температурам и заболеваемости. Таким образом распад крахмала или прекратившееся его образование, наблюдаемое при недостатке калия, зависит также и от количества и активности амилазы. То же самое относится и к сахаразе. При этом, является ли недостаток калия или подвядание действительной причиной повышения активности этих ферментов в сторону образования более простых форм углеводов, существующими работами трудно обосновать. Можно только предполагать, что явления недостатка воды и недостатка калия, будучи связаны между собой, определяют состояние плазменных коллоидов, за которым следует изменение активности ферментов.

Однако имеются прямые указания, что именно водный дефицит повышает активность амилазы с одновременным возрастанием скорости окислительного распада углеводов ([41, 45, 48, 60, 61, 65]) и даже белков ([20]). Уже при незначительной потере воды, как указывают Палладин и Шелоумова ([16]), повышается энергия дыхания.

Влияние же недостатка калия на повышение энергии дыхания особенно ярко проявилось в исследованиях Moldenhauer ([44]) и Gustafson ([32]), которые нашли, что у *Aspergillus* в растворах без калия резко изменяется количество кислот, хотя Rippel здесь так же, как и в других работах, видит главную функцию калия все же в превращении углеводов ([56]). Несколько иные данные, чем у Hartt и Doby, мы встречаем в работе Cattle ([28]) с фасолью. При недостатке калия содержание диастазы понижалось. Нормальные по развитию и окраске листья были богаты крахмалом. Потерянный ими при затемнении крахмал быстро возобновлялся на свету. Деятельность инвертазы зимой, при недостатке калия, была выше, чем летом. Деятельность же каталазы при нормальном снабжении фасоли калием была выше, чем при недостатке калия.

Работа амилазы, как известно, имеет два направления: расщеплять крахмал на декстрины, т. е. так называемое разжижающее действие, которое выполняется α-амилазой, и отщеплять от крахмала мальтозу, т. е осахаривающее действие, выполняемое β-амилазой. Конечным продуктом гидролиза крахмала в обоих случаях является мальтоза и так называемый остаточный декстрин ([1]). В этой связи представляет значительный интерес недавняя работа James и Cattle ([37]). Влияние прибавок KCl к раствору крахмала сказалось на активности амилазы лишь в одном направлении. Несмотря на резко заметное понижение содержания крахмала, количество сахара мало изменялось, но резко возрастало количество декстринов. Из этого факта авторы делают вывод такой, что калий повышал активность α-амилазы, активность же β-амилазы при этом не изменяется.

С этой точки зрения становятся вполне понятными те противоречивые данные, которые мы встречаем в различных исследованиях по влиянию калия на углеводный обмен. Не учитывая возможности различных изменений — активности этих двух энзимов под влиянием ли калия, или другого фактора, легко впасть в ошибку и не получить точного ответа.

Огромное биологическое значение в растении играет отток ассимилятов в хранилищах резервных веществ. Предполагая наличие адсорбционной связи между ассимилятами и калием, более того, даже известные количественные соотношения в этом процессе, Remy и Dhein ([51, 55]) считают, что задача калия заключается в том, чтобы плазма-

тические, раздельные слои сделать более доступными для проницаемости и транспорта углеводов. Поэтому-то и обнаруживается высокое содержание калия в запасных органах. Остается кратко упомянуть еще о двух работах, из которых работа Владимирова со свеклой (3) ничего принципиально нового не вносит в понятие передвижения и изменения углеводного баланса под влиянием калия. Вторая же Yyengen (69) с сахарным сорго указывает на накопление сахара под влиянием калия, причем роль калия, по мнению автора, сводится к необходимости нейтрализовать органические кислоты, образующиеся в процессе внутриклеточного обмена веществ.

Методика собственных опытов

В своих исследованиях мы поставили себе задачей проследить влияние калия на изменение углеводного баланса у гороха, выросшего в темноте, т. е. лишенного возможности ассимилировать CO_2 из воздуха и поэтому развивающегося исключительно за счет резервных углеводов (условия доминирования процессов распада).

Наши исследования проведены в условиях водных культур. Урожай с этих опытов снимался дифференцированно по срокам развития растений. Чтобы яснее представить себе физиологическое значение калия, необходимо было проследить изменение углеводов не только на какой-либо одной ступени развития растения, но по возможности на нескольких. Значение возрастных особенностей достаточно полно изучено Смирновым (19, 20) на листьях табака. Объектом для наших опытов служил горох — сорт «Фольгер», всегда зеленый № 695, урожая 1934 г., полученный из Центральной семенной базы «Союзсеменовод».

Работа продолжалась в течение 1935 г.

Промытые и дезинфицированные семена весом 19 г — 100 шт. оставлялись набухать в воде в течение суток. Набухшие семена затем выкладывались на блюдо между влажной фильтровальной бумагой и ставились в темное место. Проросшие семена высаживались на нитяные сетки, предварительно пропарафинированные, которые натягивались на стеклянные кристаллизаторы емкостью в 2 литра.

Растения в течение всего опыта находились в темной комнате, температура которой колебалась от 17 до 19°.

В дальнейшем изложении мы будем обозначать в схеме опыта полную питательную смесь буквой «К»; смесь с содержанием калия в 10 раз меньшим, чем в полной смеси, «1/10К»; смесь с выключенным совершенно калием значком «б/к».

Для того, чтобы выравнять содержание P_2O_5 в питательном растворе и сохранить устойчивой концентрацию водородных ионов в серии «б/к» и «1/10К», было введено эквивалентное количество Na_2HPO_4 и NaH_2PO_4. В свою очередь в серию «К» было введено эквивалентное количество NaCl для выравнивания натрия. Азот был совершенно выключен из питательной смеси. Хлор выравнен $CaCl_2$.

Растворы в кристаллизаторах менялись через каждые 5 дней. Опыт поставлен 27/III 1935 г.

Таблица 1

Содержание элементов в питательной смеси

Соли	Схема (число мг на 1 л питательного раствора)		
	«К»	«1/10 К»	«б/к»
K_2HPO_4	16.40	1.64	—
KH_2PO_4	114.5	11.5	—
Na_2HPO_4	—	11.8	13.2
NaH_2PO_4	—	90.5	100.9
NaCl	60.0	—	—
$CaSO_4 2H_2O$	172.0	84.0	84.0
$MgSO_4 7H_2O$	62.0	62.0	62.0
$CaCl_2$	—	56.8	56.8
Лимоннокислое железо	2.5	2.5	2.5
H_3BO_3	0.1	0.1	0.1

Сроки пребывания проростков на растворах: 5, 10 и 20 дней. Повторность опыта: 1-й срок — 3 сосуда, 2-й срок — 2 сосуда, 3-й срок — 2 сосуда. В каждом сосуде было по 90 проростков.

pH питательной смеси измерялся колориметрически, по Michaelis'y. В течение всего срока опыта pH питательной смеси был относительно устойчив, сдвигаясь несколько в щелочную сторону в сосудах с недостатком калия.

При снятии урожая каждого срока измерялась длина стеблей и корней растения. Сырой и сухой вес семядолей и осевых частей взвешивался отдельно. Живой мелко нарезанный материал консервировался в 96%-ном кипящем этиловом спирту и оставлялся для анализа.

В растительном материале определялось содержание моносахаров, сахароза, мальтоза, декстрины, крахмал, клетчатка и калий. Весь анализ проведен по схеме Кизеля (7).

Перед анализом законсервированный в спирту материал освобождался от спирта; затем 2—3 раза промывался 82%-ным этиловым спиртом и частями растирался в ступке до тонкого состояния. После этого с небольшим количеством спирта переносился в эрленмейеровскую колбу для дальнейшей экстракции уже в бане.

Экстракцию вели в течение 0.5 часа и не менее 4 раз каждая (до полноты по фелинговой жидкости) при соотношении 25 мл³ 82%-ного спирта на 1 г сухого вещества и температуре 67—70°.

Затем, через нуч № 4 отфильтровывался сначала самый первоначальный экстракт, полученный еще при консервации, далее промывной спирт, а затем в порядке очереди экстракты, полученные в дальнейшем. Сухой остаток вместе с последним экстрактом переносился на нуч, отсасывался, сначала 2—3 раза промывался 82%-ным спиртом и, наконец, 96%-ным спиртом. Весь спиртовой экстракт сливался в мерную колбу; раствор доводился до определенного объема, из которого брался определенный объем для отгона и последующих операций, согласно схеме определения углеводов, предложенной Кизелем (7).

Нерастворимый остаток переносился в эксикатор и сначала сушился в вакууме, а затем над фосфорным ангидридом до постоянного веса (без вакуума).

Определение восстанавливающих сахаров проведено по Бертрану с некоторой модификацией восстановления меди, предложенной проф. А. И. Смирновым. В отличие от обычного способа, 3-минутного кипячения на горелке, рекомендуемого Бертраном, раствор сахаров с фелинговой жидкостью нагревался в течение 23 минут в кипящей водяной бане.

Проведенная проверка на растворах чистых сахаров и опытном материале показала, что 3-минутное нагревание на горелке часто дает значительные расхождения, вызываемые силой пламени. Различное пламя создает неравномерность нагрева колб; создается различный период между началом нагрева и началом кипения жидкости и, наконец, сам характер кипения жидкости не одинаков. При нашей проверке расхождения между парными определениями при 3-минутном кипячении на голом огне достигали часто 5—7%, а отклонения от истинного содержания сахаров были 10—15%. Можно думать, как это указывает и Кизель (7), что в этом случае шло значительное разрушение фруктозы.

Нагрев в течение 23 минут в кипящей водяной бане, устраняя все вышеуказанные недостатки, создавал более благоприятные и ровные условия для восстановления меди, а поэтому и результаты анализа были более стойкими и достоверными.

Подобная же проверка была проведена Крайневым (9) при изучении углеводного обмена у табака.

Еще в начале аналитической работы нами было замечено, что при определении сахарозы получается несколько пониженное содержание ее против действительного количества, несмотря на то, что восстановление меди происходило на кипящей водяной бане в течение 23 минут. Поэтому последующие расчеты других фракций также были ошибочны, ибо давали часто повышенное содержание мальтозы или отрицательную величину, или, в лучшем случае, едва уловимые количества моносахаров.

Предполагая, что подобного рода отклонения могут зависеть от неполноты гидролиза сахарозы, мы провели несколько методических исследований с целью проверки этого предположения. Гидролиз проходил, как обычно, с 2% HCl при 70° водяной бани.

Таблица 2

Определение сахарозы

Время гидролиза, в мин.	В химически чистых растворах			Сахароза в стеблях гороха	
	внесено в глюкозе мг	определено	процент отклонения	в глюкозе мг	процент отклонения от 8-минутного гидролиза
5	49	42.3 42.3	— 13.7	98.8 97.6	— 10.70
6	49	45.7 45.0	— 7.65	102.5 104.3	— 6.55
7	49	48.7 49.0	— 0.31	108.6 108.6	— 1.82
8	49	49.0 49.3	+ 0.31	110.3 110.9	0
9	49	49.0 49.0	0	110.3 110.4	— 0.10

Как видно из вышеприведенной таблицы, наши предположения оправдались — наиболее полный гидролиз сахарозы проходил в 7—8 минут. Пятиминутный гидролиз давал явно пониженный результат. Поэтому в своей дальнейшей работе мы остановились на 7-минутном гидролизе. Впоследствии мы встретились в работе Львова ([11]) с подобными условиями гидролиза сахарозы.

Предполагая возможность потери некоторой части сухого остатка при обычной сушке при повышенной температуре в сушильном шкафу, мы провели определение сухого вещества на всем материале двумя способами.

По первому способу сушка материала производилась, как обычно. При снятии урожая каждого срока из общего числа проростков отбиралась 1/5 часть, которая взвешивалась и ставилась в термостат сначала на 10—15 минут при 105°, затем при 65—70° до постоянного веса.

По второму способу, предложенному проф. А. И. Смирновым, отдельно учитывалась растворимая в спирту часть сухого вещества, которая получалась путем выпаривания спиртовой вытяжки, и отдельно нерастворимая, т. е. оставшаяся после экстракции часть сухого вещества. Сумма из первой и второй части давала сухое вещество в целом.

Для этих целей взятые из общего объема спиртовой экстракции 20 мл выпаривались на водяной бане, сначала при 50—60°, в дальнейшем при 35—40°, не допуская карамелизации; после того, как получившийся сухой остаток представлял собою стекловидную массу, бюкс переносился в эксикатор и доводился в вакууме над фосфорным ангидридом до постоянного веса. Разность между весом бюкса и весом бюкса с сухим остатком определяла собою вес сухого остатка. Последний умножался на общий объем спиртовой вытяжки. Вес сухого остатка позволял вычислить общее количество растворимого сухого вещества во всем объеме спиртовой вытяжки. Он прибавлялся к весу нерастворимой в спирту части, и полученная сумма составляла общий сухой вес.

Полученные результаты совпали с предположениями, высказанными проф. А. И. Смирновым, и показали, что при этом способе получается лучшее сохранение сухого вещества, чем при обычном способе высушивания.

Анализ калия в растениях проведен объемным кобальт-нитритным методом, принятым в НИУИФ и описанным у Н. Н. Иванова (5). Приведенные ниже результаты анализов суть средние из двух определений. Отклонения между парными допускались не более 3%.

Результаты опыта

Изменение веса сырой и сухой массы

Прорастание семян и дальнейшее развитие проростков в отсутствие света исключает возможность фотосинтеза и новообразования органических веществ; потери сухого вещества возрастают с развитием этиолированного ростка, так как организм живет исключительно за счет резервных веществ семядолей.

В нашем опыте растения всех сроков и всех серий по внешнему виду были примерно одинаковыми: лишены зеленой окраски, с резко выраженной этиолированностью стебелей и зачатков листьев. Короткие узловатые корни на растворах без калия и по «1/10 К» несколько отличались по своей темной окраске от корней по полному калию. Резких различий в длине осевых органов у различных серий опыта не наблюдалось.

Сырой и сухой вес растений, как уже выше мы сообщали, определен нами двумя способами. Результаты обычной сушки представлены в табл. 3.

Таблица 3

Сырой и сухой вес 100 растений (в граммах)
(Сушка в термостате при 70°)

Схема	Сроки снятия	Осевые части			Семядоли			Целое растение		
		сырой	сухой	проц. сух. в.	сырой	сухой	проц. сух. в.	сырой	сухой	проц. сух. в.
«К»	5 дней . . .	41.5	3.1	7.4	41.1	12.2	29.5	83.7	15.2	18.6
	10 »	87.6	6.1	7.0	36.3	7.4	20.4	123.5	13.5	10.9
	20 »	134.0	7.2	5.4	21.5	1.8	8.4	156.8	9.1	5.8
«1/10 К»	5 дней . . .	49.0	3.4	7.0	43.0	11.9	27.7	91.8	15.9	17.8
	10 »	90.8	6.6	7.3	36.5	7.1	19.4	127.5	13.7	10.1
	20 »	138.0	8.5	6.2	21.8	2.2	10.1	160.6	10.7	6.7
«б/к»	5 дней . . .	56.0	4.2	7.5	40.9	10.6	26.0	96.9	14.9	15.3
	10 »	87.0	6.4	7.4	31.2	7.3	21.4	121.3	13.8	11.3
	20 »	125.8	7.8	6.3	20.6	2.2	10.7	143.4	10.0	7.0
	Исходный материал . .	7.5	0.61	8.13	38.6	15.9	41.3	46.6	16.5	35.6
	Семена для опыта . . .	—	—	—	—	—	—	19.0	17.7	93.0

В табл. 4 представлено изменение сухого вещества, определенного вторым способом.

В этой таблице особенно интересными являются изменения сухого вещества растворимой части. Во всех сериях с возрастом в осевых

частях повышается сухой остаток растворимой части, причем на сериях «б/к» и «1/10 К» он значительно выше, чем по калию. Та же картина наблюдается и в целом растении. Одновременно в осевых частях повышается сухой остаток нерастворимой части. По семядолям картина обратная. Содержание растворимой и нерастворимой части с возрастом снижается. Исключение составляет лишь первый срок, в котором содержание сухого остатка растворимой части в семядолях на сериях без калия и «1/10 К» незначительно больше, чем по калию.

Сухой остаток осевых частей семядолей и целых растений (на 100 растений) несколько выше при этом методе сушки, чем при сушке в термостате (70°). В то же время отмеченные закономерности в понижении сухого вещества с возрастом и по различным сериям сохраняются.

Отмеченное уже ранее в литературе влияние калия на изменение содержания сухого вещества в растении получило подтверждение и в нашем опыте.

Хотя общее развитие растений, их длина и не дали резкого различия между вариантами питательной смеси, однако при изучении изменения сухого вещества эти различия оказались ярко выраженными.

Изменение водного режима, расход сухого вещества и соотношение между растворимой и нерастворимой в спирту частями сухого вещества в различных органах у растений с калием и без калия были различны. Отток из семядолей в осевые части запасных веществ в течение первых десяти дней был безусловно большим на сериях «б/к» и «1/10 К», чем по «К». В последующее время картина меняется. В серии «К» продолжается отток так же энергично, как и раньше, у растений остальных серий он, видимо, начинает тормозиться, поэтому мы здесь наблюдаем большее содержание нерастворимого в спирту вещества. Одновременно понижающееся количество растворимых в спирту веществ в семядолях по «1/10 К» может давать повод к предположению о понижении процессов распада (табл. 4).

Таблица 4

Изменения сухого вещества по стадиям развития, в граммах на 100 растений (Определено вторым способом)

Схема и сроки снятия	Осевые части			Семядоли			Целое растение		
	раствор.	нераствор.	сумма	раствор.	нераствор.	сумма	раствор.	нераствор.	сумма
Семена для опыта . . .	—	—	—	0.25	17.44	17.69	0.25	17.44	17.69
Исходный материал . .	0.5	0.35	0.85	1.58	13.15	14.73	2.08	13.50	15.58
«К» 5 дней . . .	1.63	1.63	3.26	1.81	10.4	12.21	3.44	12.03	15.47
«К» 10 » . . .	2.83	2.92	5.75	2.24	5.36	7.63	5.07	8.31	13.38
«К» 20 » . . .	2.95	5.53	8.48	—	1.17	—	—	6.7	—
«1/10 К» 5 дней . . .	1.85	1.75	3.6	1.88	9.8	11.68	3.73	11.55	15.28
«1/10 К» 10 » . . .	3.00	2.8	5.8	1.8	5.23	7.03	4.8	8.03	12.83
«1/10 К» 20 » . . .	3.23	5.46	8.69	1.38	1.9	3.28	4.61	7.66	11.97
«б/к» 5 дней . . .	1.99	2.22	4.21	2.00	8.4	10.4	3.99	10.62	14.6
«б/к» 10 » . . .	2.97	2.71	5.68	1.72	4.7	6.42	4.69	7.41	12.11
«б/к» 20 » . . .	3.03	5.65	8.68	0.7	2.14	2.84	3.73	7.79	11.5

В работе Егорова ([4]) было в свое время отмечено влияние калия на передвижение углеводов из листьев в корень сахарной свеклы, но какое влияние оказывает калий при передвижении углеводов из семядолей в развивающуюся надземную часть, указаний в литературе мы не находим.

Затем совершенно очевидным становится и другое положение, также отмеченное ранее целым рядом авторов ([26, 49]) и вытекающее из нашего опыта: в отсутствие калия образуется большое количество осмотически активных веществ. Факт большего накопления растворимых в спирту веществ по «1/10К» и «б/к» во всех органах растений может до некоторой степени служить подтверждением этого предположения.

Таблица 5

Отношение нерастворимой части сухого вещества к растворимой

		Осевые части	Семядоли	Целое растение
Исходный материал		0.7	8.32	6.50
«К»	5 дней	1.00	5.75	3.60
	10 »	1.03	2.39	1.64
	20 »	1.88	—	—
«1/10 К»	5 дней	0.94	4.68	3.10
	10 »	0.93	2.90	1.69
	20 »	1.70	1.37	1.60
«б/к»	5 дней	—	4.20	2.66
	10 »	0.91	2.73	1.59
	20 »	1.86	3.06	2.09

Если проследить отношение нерастворимой части сухого вещества к растворимой в осевых частях и целом растении, то можно видеть, что по калию это отношение более высокое, особенно в первые два срока, чем у растений по «1/10 К» и «б/к» (табл. 5).

В семядолях наблюдается несколько иная картина. Повидимому, снабжение растений калием связано с более энергичным образованием сложных органических, нерастворимых в спирту соединений. Недостаток калия снижает этот процесс. В семядолях, при недостатке калия, сначала резко усиливаются процессы распада, в связи с чем соотношение нерастворимой части сухого вещества к растворимой в течение первых пяти дней сужается, а затем, в последующие сроки, становится несколько выше, чем в серии «К».

Анализ целого растения, по табл. 4, показывает с возрастом заметное снижение сухого вещества в сериях «1/10 К» и «б/к». Это уже говорит за то, что расход сухого материала у растений, лишенных калия, был больший, чем по «К». А так как расход может быть только за счет процессов дыхания, то допустимо предположить, что этот процесс у растений при недостатке калия проходил более энергично. В этом отношении выводы из опытов Muller и Larsen ([47]) о том, что недостаток калия не влияет на процесс дыхания, правда, проведенных в условиях освещения, едва ли могут быть распространены на наши опыты. В условиях, когда растения лишены возможности ассимиляции CO_2, потери сухого материала могут быть только за счет запасных веществ, больший расход которых говорит прямо за более энергичные процессы дыхания.

Следует отметить, что и в собственной работе Muller и Larsen ([47]) даны уже достаточно заметные различия, характеризующие повышенное выделение CO_2 в единицу времени растениями, выращенными при недостатке калия, но авторы почему-то обходят их молчанием.

В связи с этим следует указать на работы Смирнова ([17, 18]), в ко-

торых отмечена определенная связь между активностью пероксидазы и каталазы и концентрацией солей калия в автолитических смесях. Испытанные им соли калия подавляли активность пероксидазы и каталазы. А так как пероксидаза и каталаза, являясь ферментами, участвующими в окислительных процессах, значительно понижают свою активность в присутствии калия, то можно предположить, что энергия дыхания у растений при этом также понижается.

Таблица 6

Потери сухого вещества 100 растений в течение одного дня в различные сроки (средние данные за время вегетации) (в миллиграммах)

Сроки	«К»	«1/10 К»	«б/к»
5 дней	22.0	60.0	150.0
10 »	220.0	275.0	348.0
20 »	—	161.0	203.0

Если пересчитать потери сухого вещества за день в нашем опыте, то полученные данные подтверждают правильность сделанного предположения.

Далее в качестве подтверждения нашего предположения о более энергичном процессе дыхания у растений с недостатком калия сошлемся на работы В. И. Палладина и А. М. Шелоумовой ([16]), указывающих, что даже незначительные потери первых порций воды повышают энергию дыхания.

В настоящее время установлено, что факторами, определяющими энергию дыхания, является наличие энергетического материала ([2]), активный комплекс дыхательных ферментов ([14]) и физико-химическое состояние плазмы ([21]). Палладин ([14]) отметил, что бедные углеводами части растения дышали весьма слабо; введение сахара резко повышало дыхание, а именно, в его опытах с 89 до 147 мг CO_2 на 100 г листьев. Однако он пришел к выводу, что определяющим энергию фактором являются все же протоплазма и активная деятельность окислительных ферментов ([14, 15]).

Понижение содержания воды и следующее за ним, как увидим ниже, повышение растворимых форм углеводов у растений при недостатке калия бесспорно вызвано резким изменением коллоидного состояния протоплазмы, повышением активности окислительных ферментов и в итоге — энергии дыхания, что в конечном счете отразилось на понижении содержания сухого вещества.

Повышенное содержание воды у растений в сериях с калием, наблюдаемое нами, также было отмечено многочисленными авторами, и в этом отношении роль калия в настоящее время едва ли можно оспаривать. Что касается накопления сухого вещества у растений при недостатке калия, то оно у нас выразилось довольно отчетливо для вегетативных частей. К этому можно прибавить, что и в опытах Hartt ([34, 35]) наблюдалось на сахарном тростнике при недостатке калия значительно большее накопление древесины по сравнению с калием.

Возможно, что и в нашем случае подобное явление большего накопления клетчатки в этих сериях имело место. Однако к этому мы еще вернемся после рассмотрения химического анализа материала.

Углеводы

Так как углеводный обмен растений в отсутствие фотосинтеза происходит исключительно за счет запасов, находящихся в семядолях и мобилизуемых в течение развития, весьма важно выяснить, какое

влияние оказывает присутствие или отсутствие калия на характер использования, превращения и мобилизацию углеводов в растении при этих условиях.

Известно, что на самых ранних стадиях развития растительного организма наблюдаются явления гидролиза-распада сложных высокомолекулярных, нетранспортабельных резервных веществ на более простые и более подвижные, при этом активируется действие специфических ферментов.

Основным материалом для дальнейших синтетических процессов и процессов дыхания являются продукты гидролиза крахмала.

Таблица 7

Содержание углеводов (в глюкозе) в 100 растениях, в миллиграммах

Схема и сроки снятия		Растворимые в спирту				Нерастворимые в спирту				Сумма всех углеводов
		моносахара	сахароза	мальтоза	сумма	декстрин	крахмал	клетчатка и гемицелл.	сумма	
«К»	5 дн.	336.6	521.3	238.0	1 095.9	531.8	4 801.8	2 540.5	7 874.1	8 970.0
	10 »	651.1	553.5	334.8	1 540.0	332.0	1 254.1	2 818.0	4 404.1	5 944.1
	20 »	321.7	233.2	110.9	665.8	41.4	267.9	1 821.7	2 131.0	2 796.8
«1/10К»	5 дн.	396.2	575.0	52.0	1 023.2	408.2	4 070.8	2 847.5	7 326.5	8 349.7
	10 »	761.5	534.1	218.4	1 514.0	324.7	1 646.3	2 883.5	4 854.5	6 368.5
	20 »	397.2	131.6	231.2	760.0	53.3	274.8	1 435.0	1 763.1	2 523.1
«б/к»	5 дн.	439.0	601.0	49.2	1 089.3	287.1	3 399.4	2 739.9	6 426.4	7 515.7
	10 »	820.0	535.1	208.8	1 563.9	407.3	2 437.5	2 938.8	5 783.6	7 347.5
	20 »	415.2	105.4	147.8	668.4	107.9	363.7	1 662.6	2 134.2	2 802.6
Исходный материал . . .		32.6	670.3	56.6	759.5	85.6	6 804.3	2 379.8	9 269.7	10 029.2
Сухие семена		32.0	887.0	—	1 083.0	0	9 682.0	2 703.0	12 468.6	13 551.6

Если обратиться к табл. 7 нашего опыта, то прежде всего бросается в глаза большое содержание в растениях моносахаров и декстринов сравнительно с исходным материалом, причем ко 2-му сроку снятия, т. е. на 10-й день, содержание моносахаров по всем сериям достигает максимума, а к 3-му сроку снова снижается. Однако это снижение моносахаров различно по разным сериям. По «б/к и «1/10 К» количество моносахаров с самого начала накапливается значительно большее, чем по «К». Так, если в 1-й срок по «К» прибавилось моносахаров по сравнению с исходным материалом примерно в 10 раз, то в серии «б/к» это увеличение выражается в 18.5 раза. Промежуточное значение показывает серия «1/10 К». Одновременно идет больший расход сахарозы у растений этих серий. С возрастом на всех сериях количество сахарозы падает. Поведение мальтозы несколько иное. Она резко возрастает от первого ко второму сроку в сериях по «1/10 К» и «б/к» и незначительно по «К». К последнему сроку количество ее резко снижается, оставаясь на прежнем уровне в серии «1/10 К» и незначительно снижаясь в серии «б/к».

Сумма растворимых углеводов не показывает уловимых различий между сериями. Кривые изменения содержания сахаров с возрастом также мало отличаются друг от друга. Здесь нивелированы все спе-

цифические различия, так резко выявляющиеся при рассмотрении отдельных форм.

Анализ изменений наблюдаемых нами форм растворимых углеводов нельзя производить вне связи с изменением нерастворимой части. Как уже мы отмечали выше, содержание декстринов, сначала весьма высокое, с возрастом снижается по всем сериям. В сериях же «б/к» ко второму сроку наблюдается заметное возрастание и большее количество декстринов, чем по «К» и «1/10 К». На 20-й день растения «б/к» имели почти в 2.5 раза больше декстринов, чем по «К». Большое накопление декстринов в первые сроки у растений в присутствии калия хорошо совпадает с наблюдениями James a. Cattle ([37]) об активировании действия α-амилазы при расщеплении крахмала в присутствии калия; причем, судя по тому, что содержание мальтозы в наших опытах в серии «К» было значительно большее, а содержание моносахаров меньшее, чем в сериях «б/к» и по «1/10 К», при примерно равном количестве клетчатки во всех сериях, то можно предполагать, во-первых, что гидролизующая способность мальтазы была в этом случае несколько снижена и, во-вторых, что образующиеся простые формы сахаров шли не на построение клетчатки, а, подвергаясь дальнейшему окислению, служили материалом для построения белка. Далее интересным являлось проследить соотношения, образующиеся между моносахарами и сахарозой, а также между моносахарами и дисахарами. Эти соотношения могут быть косвенными показателями процессов гидролиза и синтеза.

Хотя безусловно эти показатели в целом растении представляют некую результирующую величину, слагающуюся из данных по листьям, осевым органам и семядолям, все же направленности действия ферментов по ним, хотя бы косвенно, уловить мы можем.

Таблица 8

Отношение моноз к биозам в целом растении (горох)

Сроки борьбы	Моносахара					
	сахароза			дисахара		
	«К»	«1/10 К»	«б/к»	«К»	«1/10 К»	«б/к»
5 дней . . .	0.65	0.69	0.73	0.44	0.63	0.68
10 » . . .	1.18	1.43	1.53	0.73	1.01	1.10
20 » . . .	1.38	3.02	3.94	0.94	1.10	1.64

Приведенная табл. 8 показывает снижение с возрастом растений по всем сериям синтетической деятельности сахаразы и мальтазы и повышение процессов гидролиза, причем у растений в сериях «1/10К» и «б/к» эти процессы выражены особенно сильно.

В литературе часто отмечается накопление белка в присутствии калия при одновременном повышенном содержании крахмала и пониженном содержании растворимых сахаров ([6, 49, 59]). Но большая часть работ, основываясь на анализе листового материала или стеблей, отмечает увеличение всей суммы растворимых углеводов. В данном же случае, когда мы имеем целое растение, на котором особенности листовой и стеблевой части нивелированы особенностями семядолей, нам и не удается обнаружить в сумме растворимых углеводов таких ярких различий, каковые проявляются на отдельном органе или на отдельной форме углеводного баланса.

Содержание крахмала с возрастом резко падает, причем значитель-

но больший расход крахмала уже в первый срок обнаруживается по «1/10 К» и «б/к». Если же просуммировать все формы углеводов на сто растений, то можно видеть, что большее содержание их в первый срок падает на серию «К», снижаясь по мере исключения калия из питательной среды.

Во второй срок, наоборот, у растений с недостатком калия количество углеводов большее, чем у растений, выросших на полной питательной смеси. На 20-й день, однако, во всех сериях количество углеводов выравнивается.

Это явление, повидимому, стоит в прямой связи с общим содержанием сухого вещества и энергией дыхания, о чем уже было упомянуто при рассмотрении результатов изменения сухого вещества.

Таблица 9

Содержание углеводов в осевых частях (в глюкозе), в миллиграммах на 100 растений

Схема и сроки снятия		Растворимые в спирту				Нерастворимые в спирту				Сумма всех углеводов
		моносахара	сахароза	мальтоза	сумма	декстрин	крахмал	клетчатка и гемицелл.	сумма	
«К»	5 дней	336.6	41.9	73.4	454.9	15.8	16.0	396.5	428.3	883.2
	10 »	610.4	84.0	32.0	726.4	53.7	115.0	1 086.0	1 254.7	1 981.1
	20 »	278.3	101.0	11.0	390.3	16.0	101.2	733.1	850.3	1 240.5
«1/10 К»	5 дней	352.0	81.0	44.1	477.6	30.5	18.8	687.2	736.5	1 214.1
	10 »	710.9	135.2	40.2	886.3	49.3	47.6	1 041.4	1 138.3	2 024.6
	20 »	336.2	35.2	162.0	533.4	17.3	40.4	817.2	875.0	1 408.5
«б/к»	5 дней	373.9	94.3	42.8	511.0	32.7	12.6	693.8	739.1	1 250.1
	10 »	769.7	144.1	48.2	962.0	49.1	61.1	1 038.8	1 139.0	2 065.2
	20 »	387.2	46.4	104.0	537.6	20.9	64.6	971.0	1 056.5	1 594.1
Исходный материал осевые части		24.7	32.3	32.4	89.4	6.7	11.7	70.8	89.2	179.0

Перейдем к рассмотрению содержания углеводов в осевых частях.

Из табл. 9 видно, что:

1) по всем сериям с возрастом сначала резко возрастает содержание растворимых в спирту сахаров, а затем к 20-му дню снижается и

2) по всем срокам наблюдается, по мере исключения калия, заметное возрастание растворимых углеводов.

Резко выраженное накопление моносахаров ко второму сроку во всех сериях при одновременном максимальном, в этот период вегетации, приросте сухого вещества осевых частей говорит о повышенном их поступлении из семядолей и не менее высоком их потреблении на образование ди- и полисахаридов, содержание которых повышается также резко. Заметное увеличение сахарозы по «К» в течение всего срока вегетации, а по «1/10 К» и «б/к» лишь к 10 дням может быть объяснено или повышенным поступлением ее из семядолей, или повышенной способностью сахаразы к синтезу сахарозы. Является ли сахароза в данном случае действительно продуктом полимеризации моносахаров, или она перетекла из семядолей, сказать трудно. Мнения различных исследователей по этому вопросу весьма противоречивы. Рулянд ([23]) высказывается против непосредственного перемещения сахарозы из листьев в корни, указывая, что этому противоречит наличие во всех частях растения инвертазы; абсолютно

незначительное количество сахарозы в осевых частях в нашем опыте не дает еще повода утверждать о передвижении ее из семядолей, тем более, что некоторое повышение ее наблюдается как раз тогда, когда в осевых частях происходит большое накопление моносахаров, что, пожалуй, скорее говорит о возможности образования сахарозы путем синтеза простых сахаров. К тому же известно, что сахароза, имея громоздкую молекулу, является весьма нетранспортабельным и неиспользуемым непосредственно в процессе обмена материалом ([8]).

Далее необходимо отметить те различия, которые обнаруживаются на сахарозе под влиянием калия. Если ко второму сроку идет быстрое накопление сахарозы во всех сериях, причем при недостатке и отсутствии калия это накопление значительно большее, чем по калию, то последний срок показывает картину обратную — мы наблюдаем больший расход сахарозы как раз на сериях «б/к» и по «1/10К». Такое явление заставляет предполагать, что гидролитическая активность сахаразы к этому сроку в сериях «1/10К» и «б/к» значительно повысилась при изменившихся условиях направления действия фермента, результатом чего и явился распад сахарозы.

Таблица 10

Отношение моносахаров к сахарозе

Сроки уборки	Моносахара: сахароза		
	«К»	«1/10 К»	«б/к»
5 дней . . .	7.5	4.3	4.0
10 » . . .	7.2	5.3	5.3
20 » . . .	2.7	9.6	8.3

Это можно усмотреть и в соотношениях, создавшихся между моносахарами и сахарозой.

Из табл. 10 видно, что у растений, снабжавшихся достаточно калием, с возрастом синтетическая способность сахаразы возрастала, а гидролизующая падала. При недостатке калия наблюдалась обратная картина.

Если обратиться к нерастворимой части углеводов, то она дает несколько иную картину. Во всех сериях и к первому и ко второму сроку заметно повышается содержание декстринов, снижаясь к третьему сроку. В этом случае наблюдается та же закономерность, что и у моносахаров,— недостаток или исключение калия вызывает большее накопление декстринов лишь в первых стадиях развития. Содержание крахмала, повышаясь с возрастом, резко отстает со второго срока на сериях «1/10 К» и «б/к» по сравнению с серией «полный калий». Клетчатка в первом сроке обнаруживает заметное увеличение в последних двух сериях по сравнению с серией «полный калий». Ко второму сроку она выравнивается по всем сериям, а к 20 дням большее содержание клетчатки обнаруживается опять на сериях «б/к» и «1/10», что стоит в соответствии с наблюдениями Hartt ([35]). Подобная же картина видна на осевых частях и по сумме нерастворимых углеводов.

К концу нашего опыта, повидимому, наступало настолько сильное голодание у растений в энергетическом материале, что они были вынуждены использовать даже клетчатку.

При определении сухого вещества растворимой в спирту части обнаруженное нами резкое увеличение сухого остатка в осевых частях растений, выросших на смесях «б/к» и «1/10 К», заставило нас предположить наличие большого количества растворимых углеводов в этих сериях; одновременно мы встречаем и в литературе наблюдения подобного рода ([34, 35]).

Данные по сумме растворимых углеводов вполне подтвердили наше предположение. Если принять за 100 содержание растворимых углеводов у растений в серии по «К», то по другим сериям это содержание выразится в следующих цифрах:

	«К»	«1/10 К»	«б/к»
5 дней	100	105.0	112.0
10 »	100	122.0	132.4
20 »	100	137.0	138.0

В абсолютных величинах этот процент выражается в 130 и 160 мг глюкозы на 100 растений. Особенно заметное увеличение углеводов на сериях «1/10 К» и «б/к» обнаруживается и тогда, если просуммировать все формы углеводов в осевых частях.

Таблица 11

Содержание углеводов в семядолях (в глюкозе), в миллиграммах на 100 растений

Схема и сроки снятия	Растворимые в спирту				Нерастворимые в спирту				Сумма всех углеводов
	моносахара	сахароза	мальтоза	сумма	декстрин	крахмал	клетчатка и гемицелл.	сумма	
«К» 5 дней	—	476.4	164.6	587.6	516.0	4 785.8	2 144.0	7 445.8	8 033.4
«К» 10 »	41.3	469.5	302.8	813.6	287.3	1 139.1	1 732.0	3 158.4	3 972.0
«К» 20 »	43.4	132.3	99.9	275.6	25.4	166.7	1 088.6	1 280.6	1 556.2
«1/10 К» 5 дней	44.2	494.0	7.6	545.8	377.7	4 052.0	2 160.3	6 590.0	7 136.8
«1/10 К» 10 »	50.6	398.9	178.2	627.7	275.4	1 598.7	1 842.1	3 716.2	4 343.9
«1/10 К» 20 »	61.0	96.4	69.2	226.6	36.0	234.4	618.3	888.7	1 155.3
«б/к» 5 дней	65.1	506.8	6.4	578.3	254.4	3 386.8	2 046.1	5 687.3	6 265.3
«б/к» 10 »	50.3	391.0	160.6	601.9	358.2	2 376.4	1 900.0	4 634.6	5 236.5
«б/к» 20 »	28.0	59.0	43.8	130.8	87.0	299.1	691.6	1 077.7	1 208.5
Исходный материал									
Семядоли	7.9	638.0	24.2	670.1	78.9	6 792.6	2 309.0	9 180.5	9 850.6
Сухие семена	32.0	851.0	—	1 083.0	—	9 082.0	2 703.0	11 385.0	12 468.6

Если обратиться к семядолям, по данным табл. 11, то в этом случае соотношения в углеводной группе значительно отличаются от таковых в осевых частях. Здесь почти без изменения остается группа моносахаров во всех сериях и по всем срокам. Наблюдается лишь слабая тенденция к увеличению их с выключением калия. Зато резко выраженную картину дают сахароза и мальтоза. Сахароза, снижаясь с возрастом, показывает заметное увеличение на сериях «б/к» и по «1/10 К» только в первый срок; в остальные сроки на этих сериях ее меньше, чем по калию. Мальтоза, повышаясь до второго срока, резко падает к третьему сроку по всем сериям. Исключение калия сильно сказывается и на мальтозе, снижая ее в семядолях по всем срокам. Сумма растворимых в спирту углеводов показывает ту же картину, как по сахарозе: по всем сериям повышается от первого срока ко второму и резко снижается на 20-й день.

Поскольку передвижение сахарозы как таковой из семядолей в осевые части сомнительно, происходящие изменения сахарозы можно

объяснить ее расщеплением с последующим оттоком продуктов этого расщепления в осевые части. Особенно интересным, однако, является то, что распад сахарозы, так же как и мальтозы, в третьем сроке шел значительно энергичнее при недостатке калия, что говорит о повышении активности соответствующих ферментов. Одновременно при этом усиливалось передвижение из семядолей в осевые части моносахаров.

Обращаясь к отношениям моносахаров к биозам, можно видеть, что они повышаются с возрастом по всем сериям. Однако более резкие повышения наблюдаются на сериях «1/10 К» и «б/к», что позволяет говорить об усиленных процессах распада и о пониженных процессах синтеза в семядолях при недостатке калия в питательной среде.

Таблица 12

Отношение моносахаров к биозам в семядолях

Сроки снятия урожая	Моносахара					
	сахароза			дисахара		
	«К»	«1/10 К»	«б/к»	«К»	«1/10 К»	«б/к»
5 дней	—	0.09	0.13	—	0.08	0.13
10 »	0.09	0.13	0.13	0.05	0.09	0.11
20 »	0.33	0.63	0.48	0.19	0.37	0.27

Анализ цифр нерастворимой части углеводов в семядолях также подтверждает, хотя и косвенно, наше предположение о большом расходе этих форм углеводов в отсутствие калия.

Количество крахмала в первый срок в сериях «1/10 К» и «б/к» заметно большее по сравнению с «К», что говорит о пониженной активности амилазы и в этом случае. В дальнейшем, однако, происходит обратное явление. Далее, если по «К» в первый срок обнаруживается большее количество декстринов, чем по «1/10 К» и «б/к», то в последующие сроки содержание их в последних сериях несколько повышается по сравнению с «К».

Количество клетчатки по различным сериям изменяется мало заметно, однако более сильное понижение можно все же наблюдать на сериях по «1/10 К» и «б/к» к третьему сроку.

Сумма углеводов нерастворимой части и сумма всех углеводов в семядолях дает отчетливую картину: во-первых, понижается количество углеводов с возрастом, во-вторых, это понижение при недостатке калия становится более резко выраженным.

Так, если по «К» растения потеряли в первый срок всего 20% углеводов от исходного количества, то по «1/10 К» эти потери выражаются в 28%, а в серии «б/к» — 37%.

Содержание калия в горохе

Чтобы сопоставить происходившие в горохе изменения в углеводном обмене под влиянием различных условий калийного питания, необходимо было в дальнейшем проследить, как меняется содержание калия в растении в различные сроки вегетации. Хотя само собою разумеется, что накопление того или иного из элементов в растении или

в отдельных частях его, в данном случае калия, вовсе не говорит о том, какую роль играет он в жизни растения, все же до известной степени мы можем получить право на суждение о взаимной связи между биохимическими процессами, происходящими в растении, и содержанием калия, ибо поступление минеральных веществ в растение регулируется не только внешними условиями (температура, свет, питательная среда и пр.), но и теми процессами, которые происходят внутри растения.

Литература по вопросу о ходе поступления минеральных веществ, в частности калия, настолько велика, что требовала бы специального рассмотрения, которое не входит в нашу прямую задачу. Поэтому мы сошлемся лишь на некоторые исследования, и то лишь в пределах необходимости.

Все исследования показывают, что ход поступления зольных элементов определяется физиологическими особенностями каждой культуры, причем если у одних растений поступление происходит в течение значительных сроков относительно равномерно, то у других в этом отношени наблюдается три периода ([6]).

Первый период, дней 20—25, т. е. то время, в течение которого как раз и у нас проходил опыт, характеризуется наиболее активным поступлением элементов золы и, в частности, калия. Одновременно этот период является также наиболее активным в развитии вегетативной массы. Однако в исследованиях по поглощению калия мы находим весьма мало работ, проведенных с горохом, и тем более в условиях этиоляции.

Старые работы Weber с горохом ([66]), подкрепленные в дальнейшем Палладиным с *Vicia faba* ([51]), указывают, что в 100 частях чистой золы зеленых листьев 25-дневных растений содержалось 43.66, а в этиолированных 45.55 частей K_2O, т. е. этиолированные растения почти не отличались по содержанию калия от нормальных. Насколько это верно, сказать трудно, ибо мы знаем, что у этиолированных растений почти не развивается листовая поверхность; например, листики у гороха представляют собою лишь слабо развитые зачатки; развитие листовой паренхимы также резко отлично; соотношение между площадью листовой поверхности и ее весом иное; наконец, соотношение между стеблевой и листовой частями является весьма различным, не говоря уже о резком изменении внутриклеточных процессов. Анализ растений в нашем опыте показал, что максимальное содержание калия на всех сериях опыта было действительно в молодом возрасте, т. е. в первые 5 дней. При этом с дальнейшим ходом развития растений содержание калия снижалось как в осевых частях, так и в семядолях.

Однако, если вспомнить, что растения развивались при периодической смене растворов, поэтому концентрация калия в сериях «К» и «1/10 К» в течение всего срока опыта была постоянной, и что общая масса с возрастом не только не увеличивалась, но даже понижалась за счет потерь органических веществ, то понижение процента K_2O в растениях «б/к» можно объяснить, повидимому, только происходившим оттоком его из растений в питательную среду; наличие оттока минеральных веществ из растения в почву отмечено рядом авторов. Егоров ([4]) считает, что к концу вегетационного периода калий в небольших количествах экзосмирует в почву. В работе Туевой ([22]) указывается даже на выделение калия совершенно молодыми растениями пшеницы.

Сопоставляя изменения в углеводной группе с содержанием калия в растениях, можно сказать, что пониженному содержанию калия

Таблица 13

Содержание K_2O в горохе, в процентах на сухое вещество

Схема	Сроки	Осевые части	Семядоли	Целое растение
«К»	5 дней	1.54	1.09	1.17
	10 »	1.36	0.97	1.10
	20 »	1.25	0.56	1.13
«1/10 К»	5 дней	1.29	0.97	1.04
	10 »	1.16	0.89	1.02
	20 »	1.09	0.49	0.90
«б/к»	5 дней	0.98	0.99	1.00
	10 »	0.69	0.89	0.79
	20 »	0.53	0.39	0.49
	Исходный материал	3.07	1.02	1.10

сопутствует большая потеря сухого вещества в растении, повышенное содержание растворимых углеводов и т. д., т. е. все те явления, которые нами констатированы для растений, выросших в условиях малых количеств калия в питательной среде или полного его исключения.

Выводы

1. Горох, развивавшийся в водных культурах в течение 20 дней в темноте, по внешним признакам (длина корней, стеблей и пр.) не показал заметной разницы между сериями с калием и при недостатке калия.

2. Однако уже анализ сухого вещества обнаружил прямую, ярко выраженную связь между накоплением сухого вещества и снабжением растения калием. В отсутствие калия шло большее накопление сухого вещества в осевых частях и больший его расход в семядолях. Одновременно в целом растении потери сухого вещества на сериях «б/к» и по «1/10 К» были значительно большие, чем с калием, что связано, повидимому, с повышенной энергией дыхания у этих растений.

3. Сухой остаток растворимой в спирту части заметно повышается как с возрастом растений, так и на сериях «б/к» и по «1/10 К» по сравнению с серией по «К».

4. Содержание воды у растений, достаточно снабженных калием, было выше, чем у растений при недостатке калия.

5. Изменения в углеводном балансе целого растения:

Сумма всех углеводов в целом растении в серии «1/10 К» и «б/к» значительно меньшая, чем в серии «К», лишь в первом сроке. Во втором сроке наблюдается картина обратная. В третьем — выравнивается по всем сериям. Количество декстринов, крахмала и сумма нерастворимых углеводов в растениях, лишенных калия, пониженное по сравнению с нормальным рядом лишь в первом сроке. В остальные сроки — картина обратная. Если количество декстринов и крахмала с возрастом понижается, то количество клетчатки за первые 10 дней растет, а затем снижается. Недостаток калия не отражается на количестве клетчатки.

Сумма растворимых углеводов за первые 10 дней во всех сериях опыта повышается и позже понижается, причем в сериях «1/10 К» и «б/к» растворимых форм углеводов в растениях несколько больше по сравнению с растениями нормального ряда. Та же картина наблюдается по моносахарам и сахарозе. Мальтоза показывает сбивчивые и недостоверные цифры.

6. Изменения в углеводном балансе осевых частей и семядолей.

Анализ углеводной группы показывает, что при исключении или недостатке калия с первых дней повышается содержание моносахаров как в осевых частях, так и в семядолях; повышается содержание сахарозы в стеблях и одновременно снижается в семядолях; с возрастом растет содержание мальтозы в осевых частях и семядолях, которое после 10 дней в семядолях резко снижается; недостаток калия сказывается на содержании декстринов в семядолях и особенно в целом растении. Количество крахмала в отсутствие или при недостатке калия в осевых частях и семядолях пониженное, клетчатка, наоборот, растет в осевых частях и снижается в семядолях.

Сумма растворимых и вообще всех углеводов в семядолях с возрастом понижается; в осевых частях растет; при этом как большее понижение в семядолях, так и большее их накопление в осевых частях происходит у растений, выращенных в отсутствие или при недостатке калия.

7. При недостатке калия в питательной среде идет большой расход органического материала, повидимому, главным образом в связи с большими процессами распада.

8. Транспорт растворимых углеводов при недостатке калия усиливается, и пластический материал легче передвигается в осевые части.

9. При недостатке калия, повидимому, также значительно меняется и равновесие в ферментативном комплексе в сторону гидролитического действия.

10. Содержание калия как в отдельных органах, так и в целом растении повышается соответственно увеличению концентрации его в питательной среде. Большее количество калия наблюдалось в осевых частях, чем в семядолях. На 20-й день во всех сериях обнаруживается некоторое уменьшение калия, связанное, повидимому, с обратным оттоком его в питательную среду.

Научный институт по удобрениям и инсектофунгисидам.
Москва.

Поступило
31. VIII. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Благовещенский А. В., Биохимия растений, 1934.
[2] Бородин И., Физиологические исследования над дыханием зеленых и этиолированных листьев. Тр. С. Пет. Об-ва Естествоиспытат, т. VII, стр. 48, 1876.
[3] Владимиров А. В., Роль калия и магния в процессе сахаронакопления в сахарной свекле. Тр. конференции молод. ученых ВИУА, стр. 82-99, 1936.
[4] Егоров М. А., Вопросы зольного питания растений, стр. 14—102, 1923.
[5] Иванов Н., Методы физиологии и биохимии растений, 1935.
[6] Качиони-Вальтер Л. С., К динамике корневого питания, Тр. ВИУА, вып. 8, стр. 133, 1935.
[7] Кизель А. Р., Практическое руководство по биохимии растений, 1933.
[8] Костычев С. П., Физиология растений, ч. I и II. 1934.
[9] Крайнев С. И. Влияние этилена на углеводный обмен и карбогидразы при голодании табака и других растительных объектов, Труды Краснод. сел.-хоз. Ин-та, в. VI, стр. 101—193, 1937.
[10] Либих Ю., Химия в приложении к земледелию и физиологии. Пер. с нем. 1936.

[11] Львов С. Д., Березниковская Л. Н., К вопросу о динамике углеводов и водного баланса в листьях табака в зависимости от яруса и производимых ломок. Эксперим. Ботан. в. 1, стр. 135—170, 1934.
[12] Машковцев М. Ф., К вопросу о роли зольных элементов в растении (Действие нейтральных солей на диастаз). Научно-Агроном. журн. 7-8, 446, 1925.
[13] Опарин А. И. и Курсанов А. Л., Ферментативный синтез сахарозы. Журн. Сахарн. Пром. т. 5, в. 7-8, стр. 217—33, 1931.
[14] Палладин В. И., Дыхание растений, как сумма ферментативных процессов, Записки Акад. Наук, т. XX, № 5, 1907.
[15] Палладин В. И., Дыхание растений и его отношение к процессам превращения веществ и энергии в растениях, Записки Акад. Наук СССР, т. XXXVII, № 3, 1930.
[16] Палладин В. И. и Щелоумова А. М., Влияние потери воды на дыхание растений. Извест. Акад. Наук № 8, стр. 801, 1918.
[17] Смирнов А. И., К вопросу о роли зольных элементов в растении, Сообщ. II. Действие нейтральных солей на пероксидазу. Из результат. вег. оп. т. XIII, 1925.
[18] Смирнов А. И. и Алисова З., К вопросу о роли зольных элементов в растении. Сообщ. I. Действие нейтральных солей на каталазу. Науч. Агрон. Журн. № 5-6, 1925.
[19] Смирнов А. И. К характеристике возраста табачных листьев. Тр. Научн. Ин-та Табачн. пром. № 46, 1928.
[20] Смирнов А. И., Физиолого-биохимические основы обработки табачного сырья. Научн. Ин-т таб. пром., 1933.
[21] Смирнов А. И., Мороз-Морозенко М. Т., Газообмен водной суспенсии табака, Тр. ВИТИМ, в. 118, стр. 3-53, 1933.
[22] Туева О. Ф., К вопросу об экзосмосе катионов из корневых систем. Изв. Биол. Науч. Иссл. Ин-та при Перм. Госуд. Ун-те, т. IV, 479, 1926.
[23] Цит. по Czapek F., Biochemie der Pflanze I. S. 469. 1922.
[24] Arens K., Planta 20, 531, 1933.
[25] Barth, Chem. Zentralblatt. Bd. 11, S. 129—130, 1894.
[26] Boning K. u. Boning-Seubert E., Über die Beziehung zwischen Infectionstypus, Aufbau und Stoffwechselverlauf bei verschiedener Mineralsalzernährung der Pflanze.– Zentralblatt Bakteriologie u. s. w. Bd. 89, № 5 7. 1933.
[27] Campbell A. V., Углезоды в листьях свеклы. Journ. Agric. Scien. IV, p. 248 — 259. 1912. Цитировано по реферату журн. Оп. Агр., стр., 177 (рефераты) 1913.
[28] Cattle M., Studies of the Physiological Importance of the Mineral Elements in Plants. A New Phytologist. 32, p. 364—381. 1933.
[29] Doby G. u. Hibbard R. P., Verhalten, insbesondere Jonenaktivierung ron Pflanzenenzymen in Abhängigkeit von der Ernährung. 11 Über die Saccharose kalihungriger Zuckerrüben, Biochem. Ztschr. 178, 1926.
[30] Doby G. u. Hibbard R. P., Verhalten, insbesondere Jonenaktivierung von Pflanzenenzymen in Abhängigkeit von der Ernährung. Biochem. Ztschr. 176, 165. 1926.
[31] Englis D. F. a. Lunt H. A., Effect of the Concentration of Potassium Salts in Soil Upon the Carbohydrate Metabolism of Plants. Soil Sc. 459. 1925.
[32] Gustafson F. G., Comparative Studies of Respiration. J. Gen. Physiol. 217, 1919.
[33] Hartt C. E., Potassium Deficiency in Sugar Cane. Botanic. Gasette, 88, p. 229—261. 1929.
[34] Hartt C. E., Some Effects of Potassium Upon the Growth of Sugar Cane and Upon the Absorption and Migration of Ash Constituents. Plant Physiology 9, 339—453; 1934.
[35] Hartt C. E., Some Effects of Potassium Upon Amounts of Protein and Amins Forms of Nitrogen Sugars and Enzyme Activity of Sugar Cane. Plant Physiology 9, 454—490; 1934. ibidem p. 349—453; 1934.
[36] Jacob A., Die Rolle des Kaliums beim Aufbau der Kohlenhydrate. Ztschr. f. angew. Chem., 4, 298; 1928.
[37] James W. O. a. Cattle M., Studies of the Physiological Importance of the Mineral Elements in Plants. Bioch. Journ., p. 1805—1809, 1933.
[38] Jenssen G. a. Bartholomew R. P., The Translation of Potassium in Tomato Plants and its Relations to Their Carbohydrate and Nitrogen Distribution., Journ. Agric. Res. 38. 1929.
[39] Jenssen G. a. Bartholomew R. P., The Influence of the Potash Concentration in the Culture Medium on the Production of Carbohydrates in Plants. J. Agricult. Research. v. 40, № 3, p. 243—261; 1930.
[40] Jenssen G. a. Bartholomew R. P., The Effect of Potassium on the Production of Protein, Sugars and Starch in Cowpea and in Sugar Beet Plants and the Relation of Potassium to Plant Growth., Journ. Amer. Soc. Agric. v. 24, p. 667; 1932.

[41] Kiselew N. N., Zur Frage des Stärkeabbaues beim Welken der Blätter. Planta 4, 606; 1927.
[42] Lupke R., Über die Bedeutung des Kaliums in der Pflanze, Landw. Jahrbüch., 17, S. 887. 1883.
[43] Maiwald K. u. Frank A., Die Beteiligung des Kaliums an der Stofferzeugung der höheren Pflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenk. B. 41, H. 1-2. S. 8—28, 1935.
[44] Molgenhauer M. a. Brooks., Comparative Studies on Respiration VIII. The Respiration of Bollus Subtilis in Relation of Antagonism. Journ. Gen. Physiol. 2, 5, 1919.
[45] Molisch H., Über den Einfluss der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in den Blättern, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 30, 330; 1921.
[46] Mothes K., Stoffwechsel organischer Verbindungen.— Forsch. d. Bot., Bd. 4, S. 210; 1934.
[47] Muller D. u. Larsen P., Analyse der Stoffproduktion bei Stickstoff-und Kalimangel. Planta, Bd. 23, H. 4, S. 501-519; 1935.
[48] Muller-Thurgau H., Landw. Jahrbüch., 14, 485; 1885.
[49] Nightingale G. T., Schermerharn L. G. and Robbins W. R., Some Effect of Potassium Deficiency on the Hystological Structure and Nitrogeneous and Carbohydrate Constituents of Plants, New Jerss. Agric. Expr. Stat. Bull. 499. 1930.
[50] Nobbe F. J., Schröder and Erdmann R. Über die organische Leistung des Kaliums in der Pflanze., Landw. Versuchstat. 13, 331; 1870.
[51] Palladin W., Aschengehalt der etiolirten Blätter. Ber. deutsch. bot. Ges. 10, 179; 1892.
[52] Prinsen H. C., Über den Zusammenhang zwischen Kali-und Zuckergehalt des Zuckerrohres. Biederm. Zentralblatt I, 1796; 1910.
[53] Remy Th. u. Liesegang H., Untersuchungen über die Rückwirkung der Kaliumversorgung auf Chlorophyllgehalt, Assimilationleistung, Wachstum und Ertrag der Kartoffeln. Landw. Jahrbüch. Bd. 64, S. 213; 1926.
[54] Remy Th. u. Dhein A., Beiträge zu den physiologischen Grundlagen der Kalisalzdüngung. Landw. Jahrbüch. 76, 953; 1932.
[55] Remy Th. u Dhein A., Über das Wesen der Kalidüngerwirkung. Die Ernäh. d. Pflanze 29. 313. 1933.
[56] Rippel A. u. Behr G., Über die Bedeutung des Kaliums im Stoffwechsel von Aspergillus niger. Arch. Microbiol. S. 561. 1934.
[57] Rohde G., Die Wirkung des Kaliums bei der Kohlensäureassimilation der Pflanze. Ztschr. f. Pflanzenernähr. Düng. u. Bodenk. T. A. 44. H. 1-2; S. 1—20. 1936.
[58] Schmalfuss K., Zur Kalifrage; Zeitschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenk. T. A. 28, 300. 1933.
[59] Schmalfuss K., Das Kalium. Eine Studie zum Kationenproblem in Stoffwechsel und bei der Ernährung der Pflanze, Naturwiss. u. Landw. Abhandlung. Vorträge über Grundlagen u. s. w. H. 19. 1936.
[60] Schröder H. u. Harn T., Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlenhydrate in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt, Biochem. Zeitschr. 1930, H. 1/3, 1922.
[61] Schröder H. u. Hermann F., Über die Kohlenhydrate und den Kohlenhydratstoffwechsel der Laubblätter I. Bioch. Zeitschr. 235; H. 4—6. 1931.
[62] Stoklasa J. und Matousek A., Beiträge zur Kenntnisse d. Ernährung der Zuckerrübe. Jena, 1913.
[63] Stoklasa J. und Zdobnicky W., Photochemische Synthese der Kohlenhydrate aus Kohlensäure-anhydrid und Wasserstoff in Anwesenheit von Chlorophyll. Sitz. Ber. d. Wiener Akad. Math. nat. Kl. 119, 11b, 1123; 1910.
[64] Stoklasa J., Neue Forschungen über die Bedeutung des Kaliums beim Aufbau neuer lebender Pflanzenmasse. Die Ernähr. d. Pflanze 30, S. 299. 1934.
[65] Wassilyew J., Untersuchungen über Dynamik der Kohlenhydrate bei dem Weizen. Wiss. Arch. Landw. A. 7. 126. 1931 u. ibidem A. 8. 170. 1932.
[66] Weber R., Über den Einfluss farbiges Lichtes auf die Assimilation und die damit zusammenhängende Vermehrung u. s. w. Versuch Stat. 18, S. 40, 1875.
[67] Wilfarth H. W. u. Wimmer G., Die Wirkung des Kaliums auf die Entwicklung des Pflanzenlebens nach Vegetationsversuchen mit Kartoffeln, Tabak, Buchweizen, Senf, Zichorie und Hafer. Arbeit. Deut. Ges. № 68. 1902.
[68] Wilfarth H. W. u. Wimmer G., Die Kennzeichen des Kaliumangels an den Blättern der Pflanzen. Ztschr. f. Pflanzenkrankheit, 13.82. 1903.
[69] Yjengen N. G. u. Chokkanna M. Sc., Über die Rolle des Kaliums bei der Zuckersynthese der Pflanze Sorghum Saccharatum. Zschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenk. Bd. 43. H. 1. S. 43—69. 1936.
[70] Zondek S. C., Kalium und Radioaktivität., Biochem. Ztschr. 121; 76. 1921.

A. P. SCHERBAKOV. THE EFFECT OF POTASSIUM ON CARBOHYDRATE METABOLISM IN THE ABSENCE OF PHOTOSYNTHESIS

SUMMARY

In his investigations the author undertook to trace the alterations of carbohydrate balance in peas grown in the dark, i. e. deprived of the possibility to assimilate CO_2 from the air and therefore developing exclusively at the expence of reserve carbohydrates (conditions appropriate for the predomination of disintegration processes) while nutrient media of varied potassium content were applied.

The plant were grown in water cultures during a period of 20 days. No outward indications (length of roots, length of stem, etc.) were found of any considerable difference between the plants receiving a normal potassium supply and those suffering potassium deficiency.

Analysis for dry matter however established a direct, clearly manifested interrelation between the accumulation of dry matter and the supply of potassium to the plant. In the absence of potassium, a considerable accumulation of dry substance in the axial parts and a large expenditure in the cotyledons took place. As to the loss of dry substance in the whole plant, this is considerably greater in plants, which received no potassium or only $^1/_{10}$ of the normal supply, than in the case of plants adequately supplied with potassium, which is apparently due to the increased intensity of respiration in the former group.

The portion of the dry matter soluble in alcohol increases considerably with the age of the plant. It is also increased in potassium deficient plants as compared with plants receiving a normal amount of potassium. The water content of plants adequately supplied with potassium was higher than in potassium deficient plants.

Changes in the carbohydrate balance of the whole plant.

In plants developing under conditions of potassium deficiency as compared to the normal series the total carbohydrates content of the whole plant was found to be considerably lowered only during the first five days. Towards the tenth day the picture was reversed and on the twelfth day identical level of total carbohydrate were found in all series of the experiment. The amount of dextrins, starch and the total of non soluble carbohydrates, in plants which suffered a lack of potassium, was again lowered, as compared with the normal series, but only during the first five day of observation. Further on the picture was reversed. While the amount of dextrins and starch diminishes with age, the cellulose content is going up, during the first ten days, yet afterwards it also falls, off. Potassium deficiency did not affect the amount of cellulose.

The total of soluble forms increased within the first ten days in all series of the experiment and then decreased, the proportion of soluble forms of carbohydrates being larger in the potassium deficient plants, than in the plants of a normal series. The same picture was observed with regard to the monoses and saccharose. Maltose showed confused and doubtful figures.

Alterations in the carbohydrate balance of axial parts and cotyledons.

Analysis of the carbohydrate group shows that in total or partial potassium deficiency the monose content grows from the very first days, in both the axial parts and the cotyledons. The saccharose content grows in the stems and simultaneously drops in the cotyledons, the content of maltose grows with age in the axial parts and cotyledons, but it drops rapidly in cotyledons after ten days; the lack of

potassium affects the content of dextrins in the cotyledons and especially in the whole plant. In total or partial potassium deficiency the starch content shows a reduction in the axial organs and cotyledons, while the cellulose is altered inversely, growing in axial parts and dropping in cotyledons.

The sum of soluble carbohydrates and the total carbohydrate content of the cotyledons decreases with age but grows in the axial parts. Both the drop in the seed lobes and the accumulation in the axial parts are greater in plants grown in the absence or with insufficient supply of potassium.

When the nutrient medium is deficient in potassium a greater expenditure of organic material takes place, which in the first place should be put down to intensified processes of disintegration.

The migration of soluble carbohydrates is intensified in potassium deficiency and the plastic material moves more easily from the cotyledons to the axial parts.

Apparently the equilibrum in the enzymic complex is also considerably altered.

The potassium content of both separate and the whole plant grows according to the increase of its concentration in the nutrient medium. A larger amount of potassium is found in the axial parts compared to the cotyledons. On the twelfth day a certain drop in potassium is found in all series, apparently in connection with a reflow of potassium into the nutrient medium.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. П. ЩЕРБАКОВ

ВЛИЯНИЕ КАЛИЯ НА УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН У ГОРОХА В УСЛОВИЯХ ЕСТЕСТВЕННОГО ОСВЕЩЕНИЯ

(*Представлено академиком* А. Н. Бахом)

В развитие своих предыдущих работ являлось необходимым проследить влияние калия на углеводный обмен и активность некоторых карбогидраз (сахараза и амилаза) в условиях нормального освещения. Было изучено содержание растворимых и нерастворимых углеводов у гороха дифференцированно (в листьях, стеблях и семядолях) в различных стадиях его развития и в условиях различного снабжения калийным питанием. Недостаток калия отразился не только на морфологической стороне растения, но глубоко затронул также и биохимическую сторону. Пониженное калийное питание вызывало большие накопления моносахаров, декстринов, слабое образование крахмала, сахарозы и мальтозы. Активность ферментов в растении возрастала по мере уменьшения калия в питательной среде. Водный баланс стоял в прямой связи со снабжением растений калием.

Существующее в настоящее время представление о том, что калий оказывает влияние на углеводный баланс растений, не вызывает сомнений. Однако, является ли это влияние прямым, непосредственным, или лишь косвенно отраженным, благодаря изменению всей суммы внутриклеточного обмена и физико-химического состояния плазмы, до сих пор еще нет единого мнения.

Если влияние калия на углеводный баланс является непосредственным, прямым, то спрашивается, на какие ступени превращения углеводов это влияние оказывает свое действие. Если же влияние калия не прямое, а отраженное через изменение коллоидного состояния плазмы и вообще физико-химических условий живой клетки, то возникает вопрос, какие изменения и в каком направлении претерпевают при этом внутриклеточные условия и, одновременно, как эти внутриклеточные изменения влияют на превращения углеводов.

Из приведенного нами ранее литературного обзора [24, 25] можно видеть значительную разноречивость в объяснении роли калия во внутриклеточных процессах. Довольно большое число исследований, посвященных влиянию калия на углеводный обмен у растений, далеко недостаточно отражает изменения в углеводном комплексе, ограничиваясь часто количественно преобладающими формами и не освещая количественно второстепенных, но физиологически отнюдь не менее важных в жизни растительного организма.

Нами сделана попытка хотя бы частично осветить этот вопрос на горохе в опытах, поставленных на свету.

Постановка опытов и методика анализа

Наши опыты проводились на Долгопрудном опытном поле Научного института по удобрениям и инсектофунгисидам в 1935 г. Материалом служил горох сорт «Фольгер» — всегда зеленый № 695, урожай 1934 г. Подготовка посадочного материала аналогична описанной нами ранее ([25]).

Схема опыта:

1. Полная питательная смесь.
2. Полная питательная смесь при пониженном содержании калия, который дан в количестве 0.1 от полной дозы.
3. Питательная смесь с полным исключением калия.

Опыты продолжались 32 дня с момента высадки проростков на сетки.

Желая избежать погрешностей в анализе от сбрасывания семенной пленки, и затруднений, создающихся при растирании кожуры, последняя была удалена в первые же дни развития растений.

Четырехдневные проростки 16/VI были высажены на парафиновые кружки по 90 шт.; последние плавали на растворах, налитых в эмалированные кристаллизаторы, емкостью в 2 литра. Одновременно взято 100 проростков на анализ исходного материала.

Спустя несколько дней растения были перенесены на деревянные, предварительно пропарафиненные кружки, расположенные на 3-литровых стеклянных сосудах вегетационного типа. На сосуды надевались чехлы для предотвращения развития водорослей в питательном растворе. Пересадка растений произведена 29/VI.

Чтобы избежать возможных повреждений корней при пересадке растений, мы воспользовались мокрой пергаментной бумагой, которой обертывали наподобие трубочки корень переносимого растения. Пергаментный патрон легко продевался через отверстие в деревянные кружки и по мере протягивания легко сползал с корня, одновременно протягивая и корень. Это незначительное методическое мероприятие ускорило пересадку и обеспечило нам полную сохранность корней от механических повреждений.

В основном мы воспользовались схемой питательной смеси, предложенной Домонтовичем в опубликованной работе Аболиной ([1]), изменив лишь несколько концентрацию питательных элементов (табл. 1). Все соли, за исключением $CaHPO_4 2H_2O$ и $MgHPO_4 7H_2O$, вносились в виде растворов.

Компенсация недостающего количества анионов для выравнивания раствора в данной смеси при выключении калия произведена за счет эквивалентной добавки соответствующих кальциевых и магниевых солей. Этим мы избегали необходимости вводить новый катион. Как показали дальнейшие наблюдения, pH данной питательной смеси был исключительно устойчив, сохраняя в течение всего опыта реакцию, близкую к нейтральной.

Смена раствора происходила через каждые 4 дня.

Растения снимались в три срока: 26/VI; 8/VII; 19/VII. Повторность первого срока 2-кратная, т. е. по 180 растений. Во второй и третий срок было в сосудах по 12 растений на сосуд. Повторность 4-кратная. Определение pH велось колориметрически по Michaelis.

Содержание питательных солей

	KCl	K_2SO_4	KNO_3	KH_2PO_4	$CaCl_2$	$CaSO_4$
«К»	38.5	90.5	52.5	70.7	50.0	61.2
«1/10 К»	3.9	9.0	5.3	7.1	79.9	97.9
«б/к»	—	—	—	—	84.4	103.4

Подготовка растительного материала, методика определения сухого вещества по способу, предложенному Смирновым, определение углеводов и калия описаны нами ранее ([25]).

Определение активности амилазы и сахаразы проведено нами на высушенном материале. Сушка продолжалась 2 ч. 30 мин. при 40° и вакууме в 15—20 мм остаточного давления. Проведенное в нашей лаборатории Баславской ([2]) сравнительное изучение активности ферментов в свежем и высушенном материале в этих условиях показало хорошее совпадение.

Методика определения сахаразы: из тщательно растертого в ступке воздушно-сухого материала брались навески по 0.25 г, которые переносились в эрленмейеровские колбы; затем вносилось 10 мл ацетатной буферной смеси с pH = 6.3, 20 мл 1%-й сахарозы, 10 мл воды и 3 мл толуола. Смесь ставилась на 48 ч. в термостат при температуре 37°, после чего деятельность сахаразы приостанавливалась прибавлением 3 мл уксуснокислого свинца, который одновременно осаждал редуцирующие примеси. Далее порядок анализа тот же, что и при определении сахаров, до гидролиза. Параллельный ряд колбочек подвергался инактивации сейчас же после внесения вышеуказанных растворов и служил контролем для опытного ряда.

Число миллилитров $KMnO_4$, пошедшее при титровании контрольной колбочки, вычитанное из числа миллилитров $KMnO_4$, пошедшего при титровании опытной колбы, служило показателем активности фермента и выражалось величинами мл — грамм — час.

Определение амилазы несколько отличалось от определения активности сахаразы. В этом случае, желая получить более чистый ферментный материал, мы не пользовались навеской сухого вещества, а делали предварительно из нее водную вытяжку фермента. А именно: 0.5 г сухого материала переносилось в мерную колбу емкостью в 25 мл. Колба доливалась дестиллированной водой до метки, взбалтывалась и с антисептиком оставлялась стоять в течение 2 час. при комнатной температуре. После этого водный экстракт отфильтровывался и из него бралось 8 мл на каждое определение. В эрленмейеровскую колбу вносилось 20 мл 1%-ного растворимого крахмала, 10 мл ацетатной буферной смеси с pH = 6.7 и 12 мл дестиллированной воды. В присутствии 3 мл толуола смесь ставилась в термостат на 4 часа при температуре 37°. После этого срока в колбы приливался 96%-ный этиловый спирт из расчета, чтобы в колбе было спирта 70%, что гарантировало осаждение крахмала. Осажденный крахмал центрофугировался. Для проверки полноты осаждения к центрофугату добавлялось еще небольшое количество 90%-ного спирта. Отцентрофугированный остаточный крахмал переносился из центрофужных пробирок смыванием 50 мл воды вновь в ту же колбу, где происходило осаждение крахмала. Затем крахмал оклейстировывался на водяной бане при 70° до просветления.

Количество крахмала определялось методом осахаривания така-диастазом.

По истечении полного гидролиза крахмала, проверявшегося последовательно иодной пробой, жидкость переносилась в мерную колбу, доводилась до черты, и в дальнейшем шло определение мальтозы обычным способом, описанным в руководстве Кизеля ([5]). Контрольный ряд инактивировался нагреванием на кипящей бане в течение 15 мин. Порядок расчета тот же, что и при определении сахаразы.

Таблица 1

в миллиграммах на 1 л воды

$Ca(NO_3)_2$	$CaHPO_4 \cdot 2H_2O$	$MgCl_2$	$MgSO_4$	$Mg(NO_3)_2$	$MgHPO_4 \cdot 7H_2O$	Fe в виде $FeC_6H_5O_7$	B в виде HBO_3
73.8	77.3	28.5	36.0	44.4	88.6	2.5	0.1
118.0	123.8	45.6	57.6	61.0	118.1	2.5	0.1
124.7	130.7	48.5	61.2	75.5	135.5	2.5	0.1

Результаты опыта

Изменение сырого и сухого веса

В развитие предыдущего ([25]), когда мы констатировали у растений, развившихся в темноте при недостатке калия, более сильное накопление растворимых форм углеводов, особенно моносахаров, больший расход крахмала и вообще большую потерю сухого вещества, что, повидимому, обуславливалось повышенной энергией дыхания, чем у растений, снабженных калием, являлось необходимым проследить изменение углеводного обмена, сухого и сырого вещества, а также активность ферментов, непосредственно связанных с углеводным обменом, в растениях, развивающихся в условиях нормального освещения, т. е. в условиях фотосинтеза.

Соотношение между фотосинтезом и урожаем имеет весьма сложный характер. Хотя фотосинтез является относительно узким процессом, приводящим только к накоплению первичных ассимилятов и потому составляющим первый этап функции питания растений, а урожай, выражаемый количеством накопленной органической массы, является результатом всего процесса развития растения, как живого организма, все же известная связь между фотосинтезом и урожаем бесспорно существует.

Одновременно условия внешней среды могут не только благоприятствовать фотосинтезу и накоплению первичных ассимилятов, но также и их усвоению. С повышением энергии усвоения ассимилятов возрастает скорость роста и формообразование растительного организма, этим самым увеличивается продуктивность работы листа.

Данные по измерению длины стеблей и корней (табл. 2) показывают уже в первом сроке хотя и плохо выраженные, но достаточно уловимые изменения, вызываемые недостатком калия. Во втором и третьем сроках эти различия становятся вполне очевидными.

Таблица 2

Средняя длина растений, в сантиметрах и процентах

Сроки	«К»						«1/10К»						«б/к»					
	стебли		корни		целое растение		стебли		корни		целое растение		стебли		корни		целое растение	
	см	%	см	%	см	%	см	%	см	%	см	%	см	%	см	%	см	%
1-й . . .	19.8	100 0	7.7	100.0	27.5	100.0	18.4	97.8	7 55	98 1	26.0	94.5	17.7	89 1	6.6	85 7	24 3	88.4
2-й . . .	41.9	211.6	17.3	224.7	59.2	215.3	38.5	194 4	13.2	171.4	51.7	180.7	32.3	163.1	11.2	145 5	43 5	158.2
3-й . . .	66 5	335.9	18 5	240.3	85 0	309 1	52.4	267 6	13.6	176 6	66.0	240 0	38.7	195.5	12 8	166.2	51.5	187.3

Если зеленая масса по полному калию к концу опыта составляла 335.9%, а корни 240%, считая за 100% длину стеблей и корней по «К» в первый срок, то по «1/10 К» длина этих органов снижается до 264.6% у стеблей и 176.6% по корням, а «б/к» падает до 145.5% и 166.2%. Прирост в различные сроки был далеко не одинаков у растений различных серий. Если пересчитать данные табл.2 на односуточный прирост, то обнаруживается, что с возрастом прирост длины стеблей падает у растений только по «1/10 К» и «б/к», повышаясь на серии по полному

«К». Мы предполагаем, что такое поведение растений было в известной мере связано, с одной стороны, с пониженной ассимиляцией растений этих серий и, с другой стороны, с повышенным дыханием, т. е. расходом органического вещества. В литературе мы встречаем подтверждение этого толкования.

Таблица 3

Суточный прирост длины стеблей и корней, в сантиметрах

Схема	«К»		«1/10К»		«б/к»	
	стебли	корни	стебли	корни	стебли	корни
В сутки за первые 10 дней	1.98	0,77	1.84	0.76	1.77	0.66
В сутки за 22 дня	1.90	0.79	1.75	0.60	1.47	0.51
В сутки в среднем за весь срок опыта	2.08	0.55	1.64	0.42	1.21	0.40

Проведенные нами в течение опыта фенологические наблюдения показали резкие различия в развитии растений, вызываемые недостатком калия, после 10-дневного пребывания их на растворах.

В то время как у растений на полной питательной смеси наблюдалось значительное развитие бутонов, хорошая и здоровая корневая система, глубокая нормальная окраска листьев, широкая мощная листовая поверхность и отсутствие посветления верхних листьев, по мере исключения калия (на сериях «1/10 К» и «б/к») появляется ряд болезненных признаков. Значительное уменьшение числа бутонов у растений в серии «1/10 К» и полное отсутствие их в серии «б/к» позволяет предполагать не только о частных нарушениях, вызываемых недостатком калия в питательной среде, но, видимо, также и таких, при которых нарушаются все циклы развития растения. Ярко выраженный переход от нормального цветения в серии «К» через сниженное в серии «1/10 К» к полному отсутствию в серии «б/к» скорее может говорить не о запаздывании периода цветения, а о глубоких изменениях во всем цикле обмена веществ и об изменениях интенсивности и направлении их.

Об этом же говорит нам характер листовой пластинки, ее окраска и развитие стебля.

В литературе мы находим значительное число указаний на посветление листьев, снижение содержания хлорофилла, задержку цветения, слабое развитие корневой системы и прочие факты, говорящие о функциональном расстройстве всего растительного организма при недостатке калия в питательной смеси ([3, 24, 25, 29, 42, 43, 44, 46, 51, 52, 53, 57]) то же самое можно видеть и по другим исследованиям.

Так например, Briggs ([28]) нашел у *Phaseolus vulgaris* в условиях водных культур, в отсутствие калия более низкую энергию фотосинтеза, чем у таковых же растений, получающих полное минеральное питание, объясняя этот результат уменьшением «реактивной поверхности» хлоропластов. Gregory и Richards ([34]) провели аналогичные опыты с ячменем, выращенным в песке при недостатке азота, фосфора и калия. В этом случае результаты получились недостаточно четкие. Недостаток калия сказался на реакции фотосинтеза только на 4-й и 5-й неделе развития растений; позже опытные растения не отставали от кон-

Изменение сырого и сухого веса

Схема	Сроки	Лист: сырой вес 100 растений	Лист: сухой вес 100 растений: растворимая часть в спирту	Лист: сухой вес 100 растений: нерастворимая часть в спирту	Лист: сухой вес 100 растений: сумма	Лист: Отношение нерастворимой части сухого вещества к растворимой	Процент сухого вещества	Осевые части: сырой вес 100 растений	Осевые части: сухой вес 100 растений: растворимая часть в спирту	Осевые части: сухой вес 100 растений: нерастворимая часть в спирту	Осевые части: сухой вес 100 растений: сумма	Осевые части: Отношение нерастворимой части сухого вещества к растворимой
Исходный материал . . .		—	—	—	—	—	—	6.45	0.38	0.37	0.75	0.97
«К»	1-й	57.6	2.40	4.44	6.84	1.85	11.9	94.4	3.13	5.12	8.25	1.63
	2-й	142.7	6.53	14.60	21.13	2.24	14.8	418.5	14.40	28.30	42.70	1.97
	3-й	247.3	15.60	31.96	47.56	2.05	19.2	795.2	21.40	60.50	81.90	2.83
«1/10 К»	1-й	49.0	2.50	3.40	5.90	1.35	12.0	80.8	2.88	4.53	7.41	1.51
	2-й	115.8	5.87	11.20	17.07	1.91	14.7	280.9	9.80	22.10	31.90	2.25
	3-й	175.0	9.16	17.30	26.48	1.89	15.1	426.3	14.12	36.41	50.53	2.58
«б/к»	1-й	45.2	9.30	3.28	5.58	0.35	12.3	72.1	2.95	4.14	7.09	1.39
	2-й	88.1	4.35	3.50	12.85	1.95	14.6	216.0	4.50	14.90	19.40	3.30
	3-й	87.7	5.40	10.70	16.10	1.98	18.4	256.8	4.84	20.50	25.34	4.23

трольных по энергии фотосинтеза. В то же время энергия дыхания повышалась у растений при недостатке калия во все время развития, и обнаруживалось явное снижение хлорофилла: листья имели отчетливо желтый оттенок.

Сырой и сухой вес урожая в наших опытах как в целых растениях, так и их частях (за исключением семядолей) с возрастом повышается во всех сериях, однако далеко в не равной мере (табл. 4). Наибольшее увеличение сырого и сухого веса наблюдается у растений по «К». По мере исключения калия уже в первом сроке в сериях «1/10 К» и «б/к» замечается значительно меньшее нарастание органической массы, которое в последующие сроки становится еще более резко выраженным. Так, если количество сухого вещества в третий срок в 100 целых растениях по «К» возросло по сравнению с исходным на 662%, то «1/10 К» и «б/к» лишь 340% и 141%. Подобная же картина наблюдается по листьям и стеблям.

В то же время процент сухого вещества в листьях и стеблях на сериях «1/10 К» и «б/к» несколько выше, чем по «К», и обнаруживается уже в первый срок, что говорит за меньшее содержание воды в растениях этих серий.

Мы уже отмечали в своей предыдущей работе ([25]) подобное же явление на стеблях. Одновременно можно сослаться также на ряд исследователей, констатировавших при недостатке калия, более высокое содержание сухого вещества в тканях растений ([35, 36, 39, 41, 50 56, 57]). Факт этот в настоящее время стал уже настолько общепризнанным, что не требует большего доказательства.

Если проследить отношение нерастворимой части сухого вещества к растворимой в отдельных органах, то обнаруживаются интересные результаты. В листях мы видим довольно четко выраженное снижение отношения нерастворимой части к растворимой по мере исключения

Таблица 4

100 растений, в граммах

Семядоли							Целое растение				
Процент сухого вещества	сырой вес 100 растений	сухой вес 100 растений: растворимая часть в спирту	сухой вес 100 растений: нерастворимая часть в спирту	сухой вес 100 растений: сумма	Отношение нерастворимой части сухого вещества к растворимой	Процент сухого вещества	сырой вес 100 растений	сухой вес 100 растений: растворимая часть в спирту	сухой вес 100 растений: нерастворимая часть в спирту	сухой вес 100 растений: сумма	Процент сухого вещества
11.60	37.91	2.43	14.72	17.15	6.06	46.8	44.36	2.81	15.09	17.90	40.40
8.74	23.20	3.99	2.90	6.89	0.73	29.7	175.20	9.52	12.46	21.98	12.50
10.20	6.67	0.44	1.80	2.24	4.09	33.6	567.87	21.37	44.80	66.07	11.60
10.30	2.10	—	—	1.90	—	—	1 044.60	37.00	94.40	131.40	9.0
9.17	27.00	1.10	2.52	3.62	2.29	13.4	156.30	6.48	10.45	16.93	10.8
11.40	4.79	0.38	1.73	2.11	4.55	44.1	401.50	16.05	35.03	51.08	12.7
11.90	1.98	—	—	1.85	—	—	603.30	23.30	53.70	78.9	13.1
9.80	31.20	1.20	2.76	3.96	2.30	8.8	153.50	6.45	10.18	16.63	10.8
9.00	4.60	0.13	2.10	2.23	16.50	48.5	308.70	8.98	25.50	34.48	11.2
9.80	1.98	—	—	1.85	—	—	346.50	10.20	31.20	48.30	12.5

калия из питательной среды, что говорит о пониженных процессах синтеза сложных органических веществ. В осевых органах это явление наблюдается лишь в первом сроке (до 10 дней), а ко второму сроку это отношение возрастает, причем в семядолях оно наступает даже с первого срока, становясь очень резко выраженным ко второму сроку в серии «б/к».

Подобный чрезвычайно высокий коэффициент во втором сроке в семядолях серии «б/к» может быть объяснен усиленным оттоком растворимых веществ в стебли.

Так как растения серии «б/к» имели к третьему сроку светложелтые листья, т. е. почти лишенные хлорофилла, и, как мы уже констатировали в прежней своей работе ([25]), при недостатке калия шел больший расход углеводов на дыхание, то, повидимому, весьма низкая ассимиляция CO_2 не покрывала потребностей дыхания, в силу чего работа энзиматического аппарата приобрела направление гидролитического действия и наступил распад сложных полисахаридов. О пониженной ассимиляции CO_2 и фотосинтезе при резком недостатке калия неоднократно уже отмечалось ([28, 31, 32, 31, 33]).

Gregory и Richards ([34]), кроме того, на ячмене при недостатке калия наблюдали резкое снижение хлорофилла и одновременно повышенную энергию дыхания.

В работе Schieck ([55]), проведенной также с ячменем, обнаружилось, что существует оптимальная доза калия для фотосинтеза; повышение или понижение калия за предел подобной дозы вызывает снижение энергии фотосинтеза. Подобное же явление мы встречаем по существу дела и в работах Gassner'a и Goeze ([31, 32, 33]).

Общий вывод можно сделать из этих работ тот, что работоспособность пластиды, выражаемая энергией газового обмена при оптимальных условиях температуры и освещения, становится максимальной

лишь при некоторой оптимальной дозе калия, повидимому, различной для разных растений. При этом, влияет ли калий непосредственно на реакцию фотосинтеза, или это влияние сказывается через посредство измененного водного баланса, измененного количества хлорофилла, измененного коллоидного состояния плазмы, сказать пока трудно. Во всяком случае мы не знаем таких исследований, коим удалось бы «отделить влияние калия на изменение пластид от возможного их влияния на реакцию фотосинтеза» ([10]).

Количество растворимых и нерастворимых в спирту веществ при недостатке калия также резко падает во всех сроках, повидимому, в силу тех же самых причин, о которых мы говорили выше.

Сырой вес семядолей 100 растений с возрастом падает, причем более резкое падение обнаруживается у растений с недостатком калия. Изменение сухого веса семядолей имеет то же направление. Наиболее интересными в этом случае являются данные по изменению растворимой и нерастворимой частей сухого вещества. Здесь мы обнаруживаем у растений по «1/10 К» и «б/к» меньшее количество растворимой части при одновременно пониженном количестве нерастворимой части сухого вещества. Подобное явление могло происходить потому, что продукты гидролиза сложных углеводных и белковых соединений более быстро передвигались из семядолей в осевые части. Ничем другим объяснить этого явления нельзя. В то же время и процент сухого вещества семядолей в первый срок снижается более резко (от 29.7 до 13.4 и 8.8) в сериях с «1/10 К» и «б/к» по сравнению с серией «К». Однако в дальнейшем, ко второму сроку, этот процент резко возрастает на тех же сериях. Если по «К» семядоли во второй срок имели 33% сухого вещества, то по «1/10 К» и «б/к» этот процент выражается в 44 и 48, что особенно тесно связано с понижением в эти сроки содержания воды и, повидимому, резким изменением гидрофильности запасных веществ.

Углеводы

Появляющиеся при фотосинтезе углеводы путем конденсации, взаимных превращений, гидролиза и дегидролиза претерпевают глубокие изменения и дают целый ряд новых тел. В силу этого в растении возникает сложный комплекс веществ, находящихся в динамическом равновесии между собой. При этом постоянно происходящие процессы оттока части углеводов и потребление других форм на дыхание еще более усложняют углеводный обмен растений. В то же время влияние колебаний внешних условий не остается безразличным. К этому надо прибавить еще, что изменения во внутриклеточном обмене веществ тесно связаны также и с возрастными особенностями в развитии растения. Исследования Смирнова и его сотрудников на табаке установили, что с возрастом происходит уменьшение содержания влаги, возрастание сухого вещества с параллельным изменением физико-химических особенностей самого сухого вещества. Эти возрастные особенности, по мнению А. И. Смирнова, являются характерными для всех растительных организмов и, повидимому, связаны с понижающейся способностью коллоидов плазмы к набуханию в связи с их старением и с изменением концентрации и соотношения электролитов ([18, 19, 21]). Одновременно наблюдается резкое изменение как общего количества углеводов, так и отдельных форм. Параллельно изменяется ферментативный комплекс.

При такой сложности данного процесса становятся совершенно понятными часто наблюдаемые расхождения в результатах у различных авторов. Особенно, если эти исследования велись не с одной и той же культурой, ибо известно еще со времен Meyer (1885), а позднее подкреплено многочисленными работами других авторов, что способность к сахаронакоплению и крахмалонакоплению у различных растительных семейств не одинакова ([3, 7, 10]). Во всяком случае при изучении углеводов, повидимому, необходимо устанавливать не только количество той или иной формы, но главным образом изменения их во времени, с возрастом растения. В условиях нашего опыта, когда действующим фактором является такой энергичный и жизненно необходимый элемент, как калий, необходимость более полного изучения углеводного комплекса является тем более желательной, так как в истории этого вопроса мы встречаем весьма различные объяснения физиологической роли калия и его участия в углеводном обмене.

Если обратиться к собственным исследованиям, то из табл. 5 видно, что сумма всех углеводов с возрастом растений повышается лишь в сериях «К» и «1/10 К», причем отставание в серии «1/10 К» обнаруживается заметно лишь со второго срока, т. е. с 20-го дня. В то время как по «К» растения накопили к концу вегетации 55.5 г углеводов (считая на 100 растений), по «1/10 К» мы находим всего лишь 28.5 г, т. е. примерно вдвое меньшее количество.

Совершенно иначе ведут себя растения, не получавшие калия в течение опыта. В первые два срока еще наблюдается хотя и слабый, но все же прирост углеводов. В последний же срок мы видим даже значительное уменьшение их по сравнению с предыдущим сроком. Накопление углеводов у растений различных серий нашего опыта стоит в прямой связи со снабжением растений калием и совпадает с результатами наших предыдущих исследований ([25]). Кроме того, как это было показано выше, характер развития растений различных серий в настоящем опыте был далеко не одинаков. Здоровое развитие растений, снабженных калием, глубокая темнозеленая окраска их листьев, а также другие признаки, с одной стороны, и с другой — ослабленное развитие с явно выраженными уже со второго срока признаками пожелтения листьев у растений на сериях «1/10 К» и «б/к», заставляют сделать предположение, что у растений последних серий при недостатке калия не только дыхание было повышено, как это следует из наших прежних исследований ([25]), но также, повидимому, понижена ассимиляционная деятельность. Вызывалось ли это понижение ассимиляционной деятельности уменьшением площади листовой пластинки, или уменьшением реактивной способности пластиды, как это говорит Brigss ([28]), или нарушением «протоплазматического фактора» ([45]), сказать трудно.

Во всяком случае мы видим, что недостаточное снабжение растения калием создает все условия, исключающие нормальное накопление углеводов. Понижение снабжения («1/10 К») снижает темп этого накопления, а совершенно лишенные калия растения первые двадцать дней существуют с еще более пониженной способностью к накоплению углеводов. В последний срок эти растения не только не увеличивают своего количества углеводов, но даже расходуют их из предыдущего запаса, что по абсолютным цифрам падает главным образом на крахмал, клетчатку, гемицеллюлозы и моносахара. Последнее, однако, не говорит за то, что процесс фотосинтеза прекратился. Но характер использования углеводов и связь углеводного баланса с об-

щим балансом органического материала в этом случае были иные, чем у растений нормального ряда.

Из сопоставления изменений сухого вещества и углеводов между вторым и третьим сроками снятия урожая явствует, что 100 растений в серии «б/к», потеряв за этот период 5 г углеводов, увеличили сухой вес на 8.9 г.

В своей предыдущей работе ([25]) мы наблюдали на этом же объекте, развивающемся в темноте в отсутствие калия, значительно большие потери углеводов по сравнению с расходом сухого вещества.

Рассматривая различные формы углеводов, мы находим ту же картину.

В третьем сроке у растений с «1/10 К» на моносахарах наблюдается незначительное снижение их по сравнению с предыдущим сроком, что, повидимому, также стоит в связи с характером развития всего растения, его листовой части и интенсивностью ассимиляции.

Однако у растений этой серии как в первом, так и во втором сроке наблюдается заметно большее количество моносахаров и отчасти всей суммы растворимых углеводов, по сравнению с растениями нормального ряда, при почти равном количестве клетчатки и всей суммы растворимых и нерастворимых углеводов.

Таблица 5

Содержание углеводов в 100 целых растениях, в миллиграммах (в глюкозе)[1]

Схема	Сроки	Растворимые в спирту				Нерастворимые в спирту				Сумма всех углеводов
		моноса-хара	сахаро-за	мальто-за	сумма	декстри-ны	крахмал	клетчат-ки и пр.	сумма	
«К»	1-й	1 178.5	1 040.0	162.8	2 381.3	101.3	1 506.0	3 715.3	5 322.6	7 703.9
	2-й	1 557.8	2 490.0	2 413.0	6 461.6	595.2	3 413.8	14 049.6	18 058.6	24 520.2
	3-й	5 812.0	8 067.1	1 515.2	15 394.3	1 310.4	11 389.9	27 442.0	40 142.3	55 536.6
«1/10 К»	1-й	1 272.1	482.4	305.4	2 059.9	120 [illegible]	1 155 1	2 970.1	4 219.4	6 309.3
	2-й	4 230.8	1 405.8	1 125.0	6 761.6	345 9	1 697.5	12 951.5	14 994.9	21 756.5
	3-й	4 171.1	4 410.8	1 936.6	10 518.5	439.4	2 776.9	14 7[illegible].6	18 016.9	28 535.4
«б/к»	1-й	932.1	722 8	345.4	2 000.3	147 1	1 448.2	3 025.9	4 621.2	6 621.5
	2-й	2 231.2	1 242.8	612.2	4 086.2	233.2	1 109.0	9 678.3	11 020.5	15 106.7
	3-й	1 076.3	943.3	395.4	2 415.5	182 8	284.4	7 19[illegible].8	7 664.5	10 080.0
Исходный материал		38.0	773.2	69.0	880.0	0	3 284.9	714.3	3 [illegible]99 2	[illegible] 879.2

Подобное явление вполне совпадает с результатами других исследователей. Большинство авторов работало или с проростками в возрасте 10—12 дней [Gassner ([31, 32]), Егоров ([4]) и др.], или в условиях песчаных культур, где резкий недостаток калия или еще не сказался благодаря запасу его в семенах, или мог быть сглаживаем выщелачиванием калия из песка.

Понижение же ассимиляционной деятельности у растений, развивающихся при резком недостатке калия, констатировано Gassner u. Goeze и другими авторами ([30, 31, 32, 33, 55]). Однако, если произвести пересчет растворимых форм углеводов на проценты, что делает большинство авторов, и на сухой вес растений, то мы обнаружим заметное увеличение именно у растений с недостатком калия. Но, как видно, это увеличение объясняется не повышением количества сахаров, а резким уменьшением сухого вещества.

[1] В третьем сроке всех серий в семядолях углеводы не определялись, поэтому дана в этом сроке сумма, составляющая содержание их в листьях и осевых частях.

Поражает в этой таблице то, что процент углеводов у растений, развивающихся при недостатке калия, возрастает лишь до 22 дней. После 22 дней по серии «К» идет дальнейший подъем процента, а в сериях «1/10 К» и «б/к» процент падает, причем в последнем случае это падение особенно резкое.

Таблица 6

Процент углеводов в целом растении (на сухое вещество)

Сроки	«К»	«1/10 К»	«б/к»
1-й	35.0	37.5	39.8
2-й	37.1	42.2	46.8
3-й	58.8	36.7	25.6

Если снижение процента углеводов в последнем сроке объясняется просто (что нами уже отмечено выше), то повышение процента, создавая ложное представление о накоплении углеводов в отсутствие калия, объясняется только способом пересчета. Подобное недоразумение часто приводило ряд авторов к неверному выводу. Почти ту же самую картину мы находим в осевых частях и листьях.

Сумма всех углеводов в листьях (табл. 7) в сериях по «К» и «1/10 К» изменяется с возрастом различно. В первом случае их количество увеличивается на 32-й день почти в 10 раз по сравнению с первым сроком, во втором не более, чем в 5.5 раза. Увеличение содержания всех

Таблица 7

Содержание углеводов в листьях на 100 растений, в миллиграммах (в глюкозе)

Серии	Сроки	Растворимые в спирту: моносахара	сахароза	мальтоза	сумма	Нерастворимые в спирту: декстрины	крахмал	[illegible]	сумма	Сумма всех углеводов	Отношение моносахаров к сахарозе	Отношение моносахаров к полисахаридам	Отношение нераств. углеводов (крахмал + декстрины) к раств.
«К»	1-й	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	23.[illegible]	421.3	577.7	1 122.[illegible]	2 1[illegible]	[illegible]	[illegible]	0.45
	2-й	[illegible]	1 [illegible]	[illegible]	2 [illegible]	[illegible]	2 [illegible]	1 [illegible]	[illegible]	6 [illegible]	[illegible]	[illegible]	2.86
	3-й	968.3	4 892.5	1 062.4	6 973.7	400.0	9 980.0	3 084.0	13 464.0	20 437.7	0.20	0.17	9.50
«1/10 К»	1-й	350.6	169.9	266.2	796.1	45.2	94.9	443.8	553.9	1 350.0	2.12	0.83	0.14
	2-й	[illegible]	[illegible]	1 [illegible]	2 221.[illegible]	71.9	[illegible]	2 158.9	3 22[illegible].9	5 445.3	[illegible]	[illegible]	0.39
	3-й	1 [illegible]	1 [illegible]2.3	321.6	3 0[illegible]	163.[illegible]	2 188.[illegible]	2 490.0	4 841.9	7 87[illegible].9	[illegible]	[illegible]	0.78
«б/к»	1-й	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	0.18
	2-й	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	34.[illegible]	228.0	1 892.2	2 13[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	0.18
	3-й	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	65.0	190.8	2 184.3	2 442.1	3 157.1	2.87	1.32	0.36

форм углеводов на серии «б/к», отставая по темпу от предыдущих серий, продолжается лишь до 22 дней, после чего так же, как и по целым растениям, листья начинают терять ранее накопленные углеводы, при этом потери эти идут за счет крахмала и особенно растворимых форм.

Накопление в листьях нерастворимых форм углеводов имеет те же кривые по сериям и срокам, как и сумма всех углеводов, отличаясь лишь тем, что к третьему сроку в серии «б/к» количество их не сни-

жается, а даже несколько растет за счет увеличения клетчатки по сравнению со вторым сроком этой серии. Это объясняется, с одной стороны, значительно меньшим развитием листовой поверхности у растений этой серии, с другой — некоторой потерей крахмала и декстринов, понизивших общий сухой вес нерастворимой части углеводов. Количество крахмала, клетчатки и декстринов и сумма растворимых форм изменяются по срокам и сериям аналогично сумме всех углеводов, отличаясь лишь незначительным повышением клетчатки и декстринов в третьем сроке серии «б/к».

По всем этим формам углеводов наименьшее их содержание обнаруживается в серии «б/к» и наибольшее по «К». Промежуточное положение занимают растения с «1/10 К».

Если сумма растворимых углеводов у растений при слабом недостатке калия (т. е. по «1/10 К») почти не отличается по своему количеству от серии по полному калию за первые два срока, то моносахара в этом случае показывают довольно заметное увеличение в течение всех сроков. Это увеличение можно видеть во втором сроке даже у растений, равивающихся в отсутствие калия.

Аналогичная картина наблюдается и по мальтозе в течение первых двух сроков, за исключением того, что у растений по «1/10 К» содержание мальтозы начинает падать после 22 дней, а у растений «б/к» после 10 дней, что, повидимому, связано с повышением активности мальтазы.

Образование сахарозы у растений при недостатке калия во всех сроках было более слабое, чем у растений, снабженных калием, причем здесь также замечается в третьем сроке, в серии «б/к», резкое понижение сахарозы, вызванное, повидимому, понижением синтетической способности сахаразы. Соотношение моноз к биозам указывает на ослабление синтетических процессов в листьях при недостатке калия. Подобный же вывод можно сделать, если обратиться к другой паре — соотношению нерастворимой части (крахмал + декстрины) углеводов к растворимой.

Следует отметить, что в этой таблице наиболее интересными являются, однако, данные по моносахарам. Значительно большее их накопление в сериях по «1/10 К» и отчасти «б/к» может говорить за то, что для образования первичных продуктов фотосинтеза, повидимому, достаточна невысокая концентрация калия. С другой стороны, безусловно меньшее образование более сложных форм поли- и дисахаридов у растений, развивающихся при недостатке калия, стоит в прямой связи с достаточной обеспеченностью растений калием. Если к этому прибавить, что при недостатке калия энергия дыхания у растений значительно выше, чем при нормальном снабжении их калием, что отмечено было нами ранее ([25]) и на что указывают многие авторы, благодаря чему количество простых форм углеводов должно было быть еще бо́льшим, то вполне возможно предположить отсутствие прямой связи между образованием первичных продуктов фотосинтеза и наличием калия в растении.

Перейдем к рассмотрению табл. 8, в которой дано содержание углеводов в осевых частях по различным сериям и срокам.

В этом случае мы находим частые совпадения в характере изменения отдельных форм углеводов с тем, что происходило в листьях и целом растении. Сумма всех углеводов также растет с возрастом по сериям «К» и «1/10 К»; в последней серии, «б/к», нарастание количества углеводов опять же происходит лишь до второго срока, после чего обнаруживается и здесь их снижение.

Таблица 8

Содержание углеводов в осевых частях на 100 растений, в миллиграммах (в глюкозе)

Схема	Сроки	Растворимые в спирту				Нерастворимые в спирту					Отношение моносахаров к сахарозе	Отношение моносахар к дисахарам	Отношение нерастворимых углеводов (крахмал + декстрины) к раств.
		моносахара	сахароза	мальтоза	сумма	декстрины	крахмал	клетчатка и гемицел.	сумма	сумма всех углеводов			
«К»	1-й	726.5	276.1	13.0	1 015.6	32.0	152.7	1 960.1	2 145.3	3 160.9	2.63	2.54	0.18
	2-й	1 324.8	1 142.8	1 446.4	4 214.0	422.2	647.2	11 380.6	12 450.0	16 664.0	0.92	0.46	0.25
	3-й	4 823.2	3 174.6	422.8	8 420.6	910.4	1 409.9	24 358.0	26 678.3	35 098.9	1.52	1.34	0.27
«1/10 К»	1-й	794.5	186.0	23.0	1 003.5	87.0	108.2	1 635.1	1 780.3	2 783.3	4.27	3.80	0.14
	2-й	3 534.1	864.4	63.8	4 462.3	223.5	365.7	10 026.3	10 615.5	15 077.8	4.09	3.81	0.23
	3-й	3 016.0	2 838.5	1 615.0	7 489.5	296.0	588.4	12 290.6	13 175.0	20 664.0	1.06	0.69	0.12
«б/к»	1-й	702.6	312.4	17.0	1 032.0	51.5	155.5	1 707.2	1 914.2	2 946.2	2.25	2.13	0.20
	2-й	1 468.4	650.8	420.0	2 539.2	156.5	177.8	7 081.8	7 416.1	9 955.3	2.26	1.54	0.13
	3-й	669.3	801.8	229.4	1 700.5	107.8	93.6	5 010.5	5 221.9	6 922.4	0.83	0.45	0.12
Исходный материал		31.4	58.25	44.8	134.5	0	11.94	79.45	91.39	225.9	0.54	0.30	0.09

Аналогичная картина видна и на сумме нерастворимых углеводов, клетчатке, крахмале и декстринах, причем особенно интересно, что в первый срок заметных различий в содержании той или иной формы между растениями, достаточно снабженными калием и развивающимися при недостатке его, не обнаруживается. Эти различия начинают заметно выступать лишь после 10 дней развития растения. В первый же срок можно отметить скорее обратную картину — проявляется некоторая тенденция к их увеличению на сериях «1/10 К» и «б/к». Это же мы видим и в группе растворимых форм углеводов.

Весьма ярко обнаруживается увеличение моносахаров на сериях «1/10 К» и «б/к», по сравнению с серией «К», в первые два срока, что говорит за более энергичное передвижение моносахаров из листьев в стебли. Однако дальнейшее превращение простых форм углеводов в более сложные ди- и полисахариды в этом случае сильно замедляется.

Кроме того, в этой таблице мы находим после второго срока в сериях «1/10 К» и «б/к», в противоположность серии «К», не только повышение, но даже резкое снижение содержания моносахаров. Причем, если у растений по «1/10 К» еще идет некоторый прирост суммы всех углеводов, т. е. вышеуказанное снижение вероятно может быть объяснено накоплением более сложных форм углеводов, частично, повидимому, наступившим преобладанием процессов дыхания над процессами фотосинтеза и пониженным притоком их из листьев, несмотря на то, что содержание моносахаров в листьях как в этом сроке, так и в последующем было достаточно высокое, то у растений «б/к» это снижение, повидимому, вызывалось исключительно повышенным дыханием.

Сахароза ведет себя аналогично. Мальтоза не дает четкой картины. Неожиданные колебания совершенно непонятны. Если обратиться к

изменению отношений моносахаров к сахарозе и вообще к биозам, то в обоих случаях с возрастом у растений наблюдается снижение во всех сериях. Наиболее высокие отношения показывает серия «1/10 К», две другие серии — с «К» и «б/к» — дают примерно близкие величины между собою. Однако, если более низкие соотношения на серии «К» вполне понятны, ибо они характеризуют направленность процессов в сторону синтеза сахарозы в присутствии калия, то данные по серии «б/к» с первого взгляда могут быть непонятны, если не иметь в виду, что в отсутствие калия энергия дыхания у растений была большая, а поэтому и расход моносахаров был больший.

В силу этого наблюдаются на серии «б/к» большие отношения не только моносахаров к сахарозе, но и к сумме биоз.

Особенно рельефно выражена синтетическая способность в стеблях в зависимости от наличия в питательной среде калия, если проследить третью пару соотношений: нерастворимых форм углеводов (крахмал + декстрины) к растворимым.

Использование первоначальных запасов углеводов растениями при различных условиях снабжения калием представлены в табл. 9.

Таблица 9

Содержание углеводов в семядолях на 100 растений, в миллиграммах (в глюкозе)

Схема	Сроки	Растворимые в спирту				Нерастворимые в спирту						Отношение моносахаров к сумме биоз	Отношение нераств. ч. углевод (крахмал + декстрины) к раствор.
		моносахара	сахароза	мальтоза	сумма	декстрины	крахмал	клетчатка	сумма	сумма всех углеводов	отношение моносахаров к сахарозе		
«К»	1-й	103.9	249.2	18.6	371.7	45.9	932.0	1 077.0	2 054.9	2 426.6	0.42	0.39	2.63
	2-й	1.7	22.0	51.2	74.9	46.4	772.7	814.7	1 633.8	1 708.7	0.08	0.02	10.39
«1/10 К»	1-й	117.6	123.5	16.2	230.3	68.0	903.0	891 2	1 865.2	2 121.5	0.93	0 82	3.74
	2-й	1.7	22 0	51.2	74 9	51.4	740.8	766.3	1 558.5	1 633.4	0.08	0.02	10.6
«б/к»	1-й	4.8	230.0	51.4	336.9	76 5	897.0	863 3	1 836.8	2 173 0	0.02	0.014	2.81
	2-й	4.8	27.8	81.8	114.4	42.3	703.2	704.3	1 449 8	1 564.2	0.17	0.04	6.51
Исходный материал		6.6	714.8	24.2	745.6	0	3 273.0	694.8	3 907.8	4 653.4	0.009	0.008	4.4

Анализ семядолей мы могли провести только в двух сроках, так как к 32 дням общий вес оставшихся семядолей был настолько мал, что не давал уверенности в получении достаточно точных результатов принятым нами методом. От анализа семядолей третьего срока снятия урожая мы отказались.

Обращаясь к данным таблицы, можно сказать, что меньший расход углеводов происходил у растений, достаточно снабженных калием, которые к 10 дням вегетации имели 52% от исходного, тогда как растения, развивающиеся в отсутствие калия, имели 46% всех углеводов. Еще более резко это обнаруживается во втором сроке, что, повидимому, связано с большим их передвижением в осевые части. Эти различия выявляются также и на крахмале. Если в течение 20 дней растения с «К» потеряли 76% своего первоначального количества (считая от исходного материала), то по «1/10 К» эта потеря выражается в 78%, а по серии «б/к» 79%.

Из остальных форм наиболее резко выраженная картина обнаруживается на декстринах. В семядолях по сериям «1/10 К» и «б/к» их количество в первый срок заметно большее, чем по «К», что говорит о большей активности амилазы в этих случаях. К 20 дням количество декстринов по «К» не меняется, по «1/10 К» и «б/к» резко падает.

Количество моносахаров в серии «1/10 К» также несколько выше, чем по «К». Количество сахарозы во всех сериях не меняется, снижаясь до следов ко второму сроку.

Количество мальтозы повышается ко второму сроку значительно больше в серии «б/к».

Обобщая весь материал по содержанию углеводов, можно сказать, что наличие достаточного количества калия в питательной среде безусловно содействует большему накоплению вообще углеводов в растении и, в частности, сложных углеводов типа крахмала и клетчатки. С уменьшением калия в питательной среде снижается количество крахмала, клетчатки и вообще всей суммы углеводов в растении. Подобное наблюдение имело место еще в старых работах Nobbe ([47]), Liebig ([9]), Pagnol'я ([48]) и др. ([26, 37, 59, 62]), причем Wilfarth и Wimmer высчитали для картофеля, что на 1 г поглощаемого растением калия накапливается 36 г крахмала ([63]). В настояще время зависимость накопления крахмала у картофеля и сахара у сахарной свеклы от содержания калия в питательной среде подчеркивается постоянно ([4, 27, 40, 46, 60, 64]).

Явление большего накопления простых форм углеводов моносахаров особенно резко выражено на листьях и целых растениях в сериях «1/10 К» и «б/к» по сравнению с «К», и это дает повод предполагать, что для их образования достаточна довольно низкая концентрация калия. Необходимость же большего количества калия обнаруживается при дальнейших перегруппировках, конденсации и образовании ди- и полисахаридов. Высокое содержание сахарозы у растений в серии «К» как в целых растениях, так и в отдельных частях может служить достаточно убедительным подтверждением такого предположения.

В противоположность этому большее образование мальтозы в листьях, наблюдаемое в сериях «1/10 К» и «б/к», повидимому, стоит в связи с возможностью вторичного образования мальтозы из моносахаров при наличии повышенного их содержания в клетках. Можно думать, что в этом случае проявляется синтезирующее свойство мальтазы, о чем в литературе имеются соответствующие указания ([30]).

Больший расход первоначального запаса углеводов в семядолях у растений, испытывавших недостаток калия, по сравнению с растениями нормального ряда, подкрепляет ранее сделанные нами наблюдения ([25]).

Одновременно мы видим, что и отток моносахаров из листьев в осевые части у растений, развивающихся при недостатке калия, был больший, чем у растений, достаточно снабженных калием.

На 20-й день своего развития растения серий «1/10 К» и «б/к» уже испытывают острый недостаток материала для дыхания; к этому сроку, повидимому, образование первичных продуктов фотосинтеза настолько понижается, что количество их не покрывает существующей потребности для дыхания, в силу чего наступает расход более сложных, ранее накопленных форм полисахаридов (крахмал, клетчатка).

Ферменты

(инвертаза и амилаза)

Влияние внешних условий накладывает глубокий след на работу ферментов в живом организме. Вне всякого сомнения деятельность ферментов в живой клетке протекает несколько иначе, чем это имеет место при ее разрушении, так как в последнем случае нарушается физико-химическое состояние протоплазмы клеток, которое является основным регулирующим началом работы ферментов в живой клетке. Это обстоятельство детально было прослежено и констатировано Палладиным (16) на многочисленных работах. Хотя ферменты и остаются вполне деятельными, как указывает Палладин, если живую ткань растения убить осторожным высушиванием, замораживанием или воздействием антисептиков, однако весь характер биохимических процессов резко меняется. Бывшее до этого согласование в работе одних ферментов с другими нарушается: деятельность одних ферментов усиливается, а других ослабевает. В частности, при этом замедляются окислительные процессы и значительно усиливается гидролиз сложных углеводов и белков.

В последнее время А. Л. Курсанов (8) констатировал у целого ряда культур настолько значительное расхождение в активности синтезирующей и гидролизующей способности сахаразы в материале живом и высушенном, что привело его к выводу о невозможности пользоваться данными по изучению активности ферментов, полученными в автолитических смесях, для сколько-нибудь правильного объяснения биологических процессов.

По наблюдениям Опарина в корне сахарной свеклы после замораживания и последующего оттаивания или при убивании корня парами эфира в сильной мере возрастала активность сахаразы, что было обнаружено как в значительном накоплении инвертного сахара, так и в накоплении самого фермента (13). Общеизвестным фактом является также и то, что промерзшие картофельные клубни после оттаивания приобретают резко сладкий вкус, который обусловливается активированием амилолитического действия.

Подобные же явления обнаруживаются и в том случае, если живой растительный материал подвергать сушке. Уже первые потери незначительного количества воды, задолго до отмирания протоплазмы, вызывают, как показывают работы А. И. Смирнова с табаком (19), значительное усиление гидролитического действия амилазы и сахаразы. Данная сушка происходила длительно и была связана с голоданием.

Однако, как отмечено выше, проведенное С. С. Баславской (2) сравнительное изучение активности сахаразы, амилазы и мальтазы на свежем и быстро высушенном растительном материале табака показало незначительное отклонение в активности ферментов одного материала с другим. Кроме того, имеются и другие указания об известном параллелизме в активности ряда ферментов у свежего и осторожно высушенного (быстро, без голодания) растительного материала. А. Оканенко (11), определяя инвертазу в живых, инъицированных раствором сахаров, листьях сахарной свеклы и в осторожно высушенных током теплого воздуха листьях, нашел определенный параллелизм в активности инвертазы.

Подобные наблюдения позволили нам, считаясь со всеми особенностями, происходящими в плазме и ферментном комплексе при авто-

лизе, провести свои наблюдения над работой ферментов на высушенном материале.

Результаты определения активности ферментов, полученные нами, мы считаем чисто ориентировочными; они характеризуют всего лишь два фермента и поэтому дают весьма приближенное, хотя и небезынтересное, в основном совпадающее с литературными указаниями, представление о влиянии калия на активность сахаразы и амилазы.

Существенное влияние на работу ферментов в живом организме оказывают элементы минерального питания и, в частности, калий. Hartt ([36]), Doby и Hibbart ([30]) констатировали, что отсутствие калия в питательной среде вызывает значительное увеличение активности сахаразы и амилазы. Весьма интерсные работы Schurmeyer'a ([58]) также подчеркивают подобное же явление. Автор сообщает, что инверсия сахарозы неочищенным препаратом фермента значительно тормозилась в присутствии солей щелочных и щелочноземельных металлов. Увеличение концентрации солей повышало торможение, при этом двувалентные катионы действовали сильнее, чем одновалентные.

Выводы, сделанные Ильиным ([38]) из его работ по влиянию солей K, Na и Ca на расщепление крахмала в замыкающих клетках устьиц, о том, что соли могут непосредственно разлагать крахмал, повышать работу диастатического фермента и, наконец, что они могут переводить фермент из неактивных зимогенных форм в активное состояние, т. е. соли выступают в этом случае как коферменты, встречают в настоящее время серьезное возражение со стороны ряда авторов. Среди них Опарин ([12]), Смирнов ([17, 19, 20]) и др. полагают, что активирование фермента в этом случае можно объяснить изменением дисперсности сопутствующих коллоидов (белков) (Опарин) и вообще физико-химического состояния плазмы (Смирнов), ибо под влиянием различных электролитов физико-химическое состояние плазмы, в частности степень дисперсности коллоидов, испытывает существенные изменения. А так как внутри живой клетки ферменты [в частности амилаза, как показано работой Опарина и Рискиной ([14])] частично остаются связанными с внутриклеточными веществами в неактивной форме и обыкновенными приемами целиком перевести их в раствор не удается, то гидролитическая активность будет зависеть от того количества, которое в данном случае находится в растворенном, неадсорбированном состоянии ([12]). Изменяя физико-химическое состояние плазмы, электролиты, в данном случае калий, смещают в известную сторону, в зависимости от pH, концентрацию, соотношения отдельных элементов и т. д., соотношения между адсорбированной и свободной частью фермента.

В собственных опытах нам удалось получить довольно резкую картину изменения активности сахаразы и амилазы в отдельных органах гороха, выращенного в различных условиях снабжения калием (табл. 10, 11). Мы, так же как Hartt ([36]) и Doby ([30]), наблюдали, что по мере исключения калия из питательной среды активность сахаразы повышалась, особенно резко в осевых частях и семядолях, причем в последнем случае это повышение активности составляло по отношению к исходному материалу колоссальную величину, выражающуюся в нескольких тысячах процентов.

Одновременно с возрастом растения повышалась также и активность инвертазы в осевых органах. Менее резко это явление обнаруживалось на листьях, активность сахаразы которых была в отдельные сроки по различным сериям или близка друг к другу, или различалась весьма незначительно. В семядолях с возрастом растения

Таблица 10

Активность инвертазы в горохе

(миллиграммов глюкозы за 48 ч. на 1 г сухого вещества)

Части растения		Осевые части		Лист		Семядоли	
Схема	Сроки	мг	процент от исходной	мг	процент от исходной	мг	процент от исходной
«К»	1-й	420.7	140.6	194.2	—	425.2	2 561.4
	2-й	535.0	178.7	190.2	—	390.4	2 412.1
	3-й	542.2	181.2	279.1	—	—	—
«1/10 К»	1-й	497.5	166.2	198.2	—	576.3	3 471.8
	2-й	635.0	212.2	191.2	—	508.0	3 060.2
	3-й	672.2	224.2	275.6	—	—	—
«б/к»	1-й	504.9	168.7	218.1	—	819.8	4 988.6
	2-й	650.6	217.4	192.9	—	620.1	3 735.5
	3-й	820.2	274.0	275.8	—	—	—
Исходный материал		299.3	100	—	—	16.6	100

активность сахаразы в противоположность другим органам снижалась.

Подобные же результаты мы получили и с амилазой (табл. 11). Активность амилазы сначала возрастает во всех сериях, причем эта активность по сравнению с контролем в осевых частях примерно повышается в такой степени, как и у сахаразы, но далее, в отличие от сахаразы, к третьему сроку по всем сериям снижается, почти приближаясь к величине активности амилазы у исходного материала.

По мере выключения калия из питательной среды активность амилазы, так же как и сахаразы, заметно повышалась в осевых частях.

Таблица 11

Активность амилазы в горохе

(миллиграммов глюкозы за 1 ч. на 1 г сухого вещества)

Части растения		Осевые части		Лист
схема	сроки	мг	проц. от исходной	мг
«К»	1-й	339.1	146.9	102.1
	2-й	401.0	173.8	187.6
	3-й	262.8	113.9	75.0
«1/10 К»	1-й	375.1	162.6	131.1
	2-й	459.9	100.7	201.6
	3-й	266.0	115.3	94.4
«б/к»	1-й	383.11	166.0	150.0
	2-й	486.0	210.6	250.9
	3-й	296.6	128.6	95.0
Исходный материал		230.7	100	—

В листьях же активность сахаразы, повышаясь с возрастом, почти не менялась в различных сериях. Амилаза возрастала по мере выключения калия.

Эти данные находятся в известном соответствии с изменением в те же сроки в осевых частях и листьях моносахаров, сахарозы и крахмала. Заметное увеличение моносахаров и декстринов в растениях, развивающихся при недостатке калия сравнительно с растениями нормального ряда и одновременно резкое уменьшение в первых случаях содержания сахарозы и крахмала может объясняться повышенной гидролитической деятельностью сахаразы и амилазы в осевых частях (табл. 8); при этом надо отметить, что с возрастом повышается, повидимому, синтетическая способность сахаразы у растений с «К» очень резко, у растений с «1/10 К» менее резко, а у растений в серии «б/к» явление происходит лишь до 20 дней, после чего в осевых частях остается на том же уровне, а в листьях наступает резкий перелом в сторону гидролиза.

Это вполне понятно, так как к 22 дням у растений этой серии, как мы ранее уже указывали, наступает резкий дефицит в продуктах для дыхания, если говорить о листьях, ибо фотосинтез не покрывает этих потребностей. В этом случае равновесие у сахаразы между гидролизом и синтезом смещается в сторону гидролиза, вследствие чего и наблюдается резкое уменьшение сахарозы. У растений же, снабженных калием, это равновесие, повидимому, смещено в течение всех сроков развития растения в сторону синтеза сахарозы.

Если обратиться к цифровым данным по содержанию сахаразы в листьях и сопоставить их с содержанием сахарозы, то прежде всего поражает та выравненность сахаразы, которая наблюдается по различным дозировкам калия во всех сроках. Заметного влияния калия на содержание сахаразы в листьях по этим данным не наблюдается, однако в то же время резко меняется содержание сахарозы.

Сопоставляя содержание крахмала с активностью амилазы в осевых частях и в листьях в различных сериях, можно наблюдать обратную зависимость в течение первых двух сроков вегетации, что вполне совпадает с ранее имевшими место наблюдениями Hartt ([36]) и Doby ([30]). Исключение калия из питательной среды не только понижало синтез крахмала за счет образующихся в результате фотосинтеза моносахаров, но также усиливало гидролитическую деятельность амилазы, которая особенно резко проявляется в осевых частях.

Возрастные особенности растений в нашем опыте довольно отчетливо сказались на активности амилазы в третьем сроке вегетации, которая (активность) к этому сроку заметно снижалась. По наблюдениям Смирнова ([18, 1]) над изменением активности амилазы и содержанием крахмала в живых листьях табака в различные периоды развития, совокупность внутренних условий, влияющих на активность и направление действия амилазы, не остается постоянной. До цветения растений в листьях табака происходившее накопление крахмала сопровождалось повышением активности амилазы. В дальнейшем, во время цветения, при высокой активности фермента наступал резкий распад крахмала.

В нашем опыте мы имели несколько иную картину. К моменту начала цветения, т. е. на 32-й день, в листьях и стеблях гороха продолжалось еще накопление крахмала в сериях с «К» и «1/10 К», однако активность амилазы заметно снижалась и лишь в растениях, развивающихся «б/к», эти два явления к этому времени шли параллельно.

Угнетающее или активирующее действие какого-либо фактора может быть и прямым и косвенным. Согласно указаниям Опенгеймера и Куна (15), различные физические и химические агенты могут оказывать влияние непосредственно на энзим, на субстрат и на среду, в которой протекает деятельность фермента.

Полученные нами результаты, точно такие, как и господствующее в настоящее время мнение о влиянии калия на внутриклеточные процессы и в частности на активность ферментов, говорят, пожалуй, о том, что это явление не есть прямое, а скорее косвенное. Калий, изменяя совокупность внутриклеточных условий, в частности водный баланс, физико-химическое состояние плазмы, ее проницаемость, вязкость и пр., меняет скорость и направление энзиматических процессов, однако специфику его действия необходимо искать в изменении энзиматического аппарата. К сожалению, работ в этой области настолько мало, что приходится пользоваться лишь косвенными умозаключениями и доказательствами для подобного утверждения.

Содержание K_2O в различных органах гороха

Изменение питательной среды должно было отразиться также и на минеральном составе изучаемых нами растений. Проведенный анализ на содержание калия (табл. 12) в горохе показал, что процент его во всех сериях снижался с возрастом растения как по отдельным органам, так и по целому растению. Наибольший процент калия показывают растения, выращенные на полной питательной смеси, наименьший — выращенные на смеси без калия. При этом во всех сериях наибольший процент калия приходится на листья. Сопоставляя вышеприведенные данные по содержанию углеводов, можно констатировать, что накопление калия в целом растении шло параллельно с увеличением в растении суммы всех углеводов, сахарозы, мальтозы, клетчатки, крахмала и сухого вещества, между тем как содержание декстринов и моносахаров повышалось по мере снижения процента калия в растении.

Таблица 12

Содержание K_2O, в процентах на сухое вещество, в миллиграммах на 100 растений

Схема	Сроки	Лист		Осевые части		Семядоли		Целое растение	
		%	100 растений	%	100 растений	%	100 растений	%	100 растений
«К»	1-й	3.7	253	2.6	214	1.6	110	2.6	578
	2-й	2.8	592	1.9	811	1.2	27	2.1	1 492
	3-й	1.9	904	1.3	1.065	1.2	23	1.46	1 992
«1/10 К»	1-й	1.8	109	1.3	96	1.0	36	1.41	241
	2-й	1.3	319	1.0	222	0.6	13	1.09	594
	3-й	1.2	318	0.9	455	0.4	7	1.0	780
«б/к»	1-й	1.6	89	1.3	92	0.7	28	1.2	209
	2-й	0.9	115	0.5	97	0.4	9	0.64	221
	3-й	0.6	101	0.4	96	0.25	5	0.46	202
Исходный материал		—	—	3.13	23	1.15	197	1.13	220

Та же самая картина обнаруживается на листьях и осевых частях.

В семядолях большее содержание калия в серии «К» сопровождалось большей потерей крахмала и декстринов, большим образованием клетчатки, сахарозы и моноз. Более интересную картину представляют данные анализа, если их выразить не в процентах, а в абсолютных количествах поступившего K_2O в различных сериях по периодам развития.

В этом случае мы видим максимальное количество K_2O в растениях на нормальной питательной смеси, причем уже со второго срока наблюдается неравномерное распределение калия между листьями и стеблями, а именно: большая часть его содержится в стеблях и меньшая в листьях. На серии «1/10 К» это явление обнаруживается лишь к третьему сроку, т. е. на 32-й день, а у растений, выросших на питательной смеси без калия, совершенно не наблюдается.

В семядолях последовательно с возрастом понижается количество калия во всех сериях, причем наибольший отток его приходится на первый срок в серии «б/к» и наименьший в серии по полному калию.

В то же время у растений, выросших «б/к», уже с первого срока можно наблюдать некоторое, правда, незначительное, уменьшение общего содержания калия по сравнению с исходным материалом, которое в третьем сроке становится еще более заметным что, видимо, обусловливалось оттоком его в питательную смесь. Сначала едва уловимый отток калия из листьев в стебли в серии «1/10 К» на 32-й день становится более резко выраженным в этом сроке у растений, выросших «б/к». Из этой же таблицы можно сделать заключение, что наибольшее поступление калия в растение шло в первые двадцать дней, заметно понижаясь к третьему сроку.

Отмеченные нами явления оттока не раз уже сообщались различными исследователями ([4, 22]), на которых мы в первой своей работе ([25]) уже ссылались.

Результаты анализа калия в основном совпадают с результатами, полученными нами с этиолированными растениями ([25]). Кривые поступления калия в зависимости от условий среды аналогичны в обоих опытах, хотя количество накопления калия у растений этих двух опытов и различно как на единицу веса, так и на одно растение. В этом отношении мы получили иные результаты, чем Палладин для *Vicia faba* ([49]) и Weber для гороха ([61]). В нашем опыте поступление калия в растения, развивающиеся на свету, было значительно большее, чем в растения, развивающиеся в темноте.

В заключение необходимо указать, что в нашем опыте хотя было выравнено в питательной среде соотношение Ca : Mg, однако соотношение Ca : K, а также абсолютное количество Ca менялось. В различных сериях по мере исключения калия из питательной среды сопутствующие ему анионы выравнивались соответствующими кальциевыми и магниевыми солями, что неизбежно влекло к повышению концентрации Ca и Mg в питательной среде, сохраняя, однако, равные соотношения между этими элементами.

В силу этого было вполне возможным большее поступление Ca в растения, развивающиеся при недостатке или отсутствии калия, чем в растения нормального ряда. Однако, имея в виду, что горох относится к культурам, положительно отзывающимся на известкование ([23]), т. е. не боящимся повышенных доз Ca, мы допускали, что влияние избытка Ca не будет вредным, а, наоборот, должно оказывать положи-

тельную роль. Поэтому наблюдаемая нами реакция растений как во внешних признаках, так и во внутриклеточном обмене веществ вызывалась, пожалуй, лишь недостатком или отсутствием калия.

Выводы

1. Развитие гороха, выращенного в водных культурах при различных условиях снабжения калием и при нормальном освещении, было далеко не одинаково. Эти различия, выраженные в морфологических особенностях уже с первого срока, т. е. на 10-й день, были достаточно заметны, а к концу опыта еще более резко усилились. Если при достаточном снабжении калием у растений наблюдалось значительное развитие бутонов, хорошая и здоровая корневая система, высокий, хорошо развитый стебель, широкая, мощная листовая поверхность с глубокой нормальной окраской, а также отсутствовало посветление верхних листьев, то по мере исключения калия число бутонов уменьшалось (серия «1/10 К») и даже совершенно отсутствовало у растений в серии «б/к»; стебель становился меньшим, листовая поверхность узкой, тонкой, с бледножелтой («1/10 К») и прозрачно-белой окраской («б/к»), длина корней и всего растения уменьшалась.

2. Наибольшее увеличение сырого и сухого вещества как в отдельных органах, так и в целом растении наблюдалось в серии «К». По мере уменьшения калия в питательной среде происходило меньшее нарастание органической массы.

3. Процент сухого вещества в листьях, стеблях и целых растениях, развивающихся при недостатке или отсутствии калия, несколько выше, чем у растений нормального ряда, что говорит об изменении физико-химических свойств сухого вещества, в частности его гидрофильности, у растений, развивающихся в этих условиях.

4. Количество растворимых в спирту веществ у растений, выросших при недостатке калия, резко снижается во всех сроках по сравнению с растениями нормального ряда, что может быть поставлено в связь с повышенной энергией дыхания и с пониженной ассимиляцией и фотосинтезом в данном случае.

5. Сухой вес семядолей с возрастом снижается по всем сериям, причем наибольшее снижение сухого веса падает на растения, не получившие калия. Сухой остаток спиртовой вытяжки и нерастворимая часть в спирту уменьшается в семядолях растений, выросших при недостатке и отсутствии калия, по сравнению с растениями, получившими достаточно калия. Процент сухого вещества в семядолях также снижался у растений по мере выключения калия из питательной среды. Все эти факты позволяют сделать вывод о более быстром передвижении веществ из семядолей в осевые части в отсутствие калия.

6. Растения, выросшие на питательной среде с калием, повышали содержание углеводов в течение всего срока вегетации. Уменьшение дозы калия до 1/10 части обеспечило более медленный темп накопления углеводов, а при исключении калия из питательной среды растения лишь первые двадцать дней весьма слабо накапливали углеводы. К последнему же сроку вегетации, т. е. к 32 дням, наблюдалось даже уменьшение их количества по сравнению с предыдущим сроком, при одновременном нарастании сухой массы.

Положительный углеводный баланс в горохе стоит в прямой связи со степенью снабжения растений калием. То же самое наблюдается и по отдельным формам.

7. При относительном недостатке калия («1/10 К») количество мо-

носахаров в целых растениях, листьях, осевых частях и семядолях было большее, чем у растений, достаточно снабженных калием, особенно в первые два срока вегетации.

8. В отдельных органах — листьях и осевых частях — характер изменения суммы всех углеводов тот же, что и в целом растении, и также стоит в прямой связи со степенью снабжения растения калием. Исключительно отчетливо эта связь проявляется на нерастворимых формах.

9. Количество мальтозы в целом растении снижается по мере исключения калия из питательной среды; в листьях же, наоборот, растет до 22 дней в серии «1/10 К» и до 10 дней в серии «б/к»; в осевых частях картина неопределенная.

Наличие достаточного количества калия вызывало большее образование сахарозы как в целом растении, так и в отдельных его органах. При резком недостатке калия (серия «б/к») количество сахарозы в листьях к третьему сроку не только не увеличивалось, но даже снижалось, т. е. наступал усиленный гидролиз ее.

11. Расход запасных углеводов семядолей происходил сильнее у растений, недостаточно снабженных калием, что стоит в прямой связи с большим их оттоком в осевые части.

12. Пониженная способность к образованию ди- и полисахаридов у растений, развивающихся при недостатке калия, была связана, повидимому, не только с повышенной энергией дыхания и пониженной ассимиляцией и фотосинтезом, но также с характером деятельности ферментов.

13. Активность сахаразы и амилазы, прослеженная на высушенном материале опытных растений, выращенных в различных условиях снабжения калием, была неодинакова.

Наибольшее повышение активности сахаразы по сравнению с исходным материалом наблюдалось в семядолях; с возрастом растений активность сахаразы в семядолях падала, в осевых частях и листьях повышалась. Активность же амилазы возрастала как в осевых частях, так и в листьях лишь до 20 дней, после чего снижалась.

14. Недостаток или отсутствие калия в питательной среде вызывали повышение активности во всех органах растения как сахаразы, так и амилазы.

15. Кажущиеся противоречия между повышенной активностью сахаразы и амилазы в растениях с недостаточным снабжением калия и пониженным накоплением сахарозы, крахмала и мальтозы в осевых органах может быть объяснено изменением направления действия ферментов, т. е. смещением равновесия обратимой ферментной реакции в сторону гидролиза.

16. Процентное содержание K_2O было максимальным у растений, достаточно снабженных калием, снижаясь с возрастом, т. е. по мере накопления органической массы. Абсолютные количества K_2O в растениях серии «К» и «1/10 К» повышаются с возрастом, в серии же «б/к» остаются примерно равными, с некоторой тенденцией к уменьшению в третьем сроке, что объясняется происходившим оттоком калия из растений в питательную среду.

17. Учитывая всю совокупность нашего экспериментального материала и литературные данные, можно сказать, что калий, влияя непосредственно на водный баланс растений, вызывает в растительном организме благодаря этому глубокие физико-химические изменения в протоплазме клеток и, в частности, в углеводном обмене и энзиматических процессах; таким образом хотя влияние калия на изучаемые

нами процессы как будто не прямое, а косвенное, все же специфику его физиологического действия надо искать в изменении равновесия ферментных реакций.

ЛИТЕРАТУРА

1 Аболина Г. И., Химизация соц. земл., № 2, 1933.
2 Баславская С. С., Рукопись. Фонд НИУИФ, 1935.
3 Бриллиант В. А., Экспериментальная ботаника, II, 77, 1936.
4 Егоров М. А., Вопросы зольного питания, 14, 1923.
5 Кизель А. Р., Практическое руководство по биохимии растений, Москва, 1933.
6 Костычев С. П., Физиология растений, ч. 1-я и 2-я, 1933.
7 Крашенинников Ф. Н., Успехи химии, т. IV, вып. 1, 1935.
8 Курсанов А. Л., Биохимия, т. I, вып. 3, стр. 269, 1935.
9 Либих Ю., Химия в приложении к земледелию и физиологии, пер. с нем. 1936.
10 Любименко В. Н., Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире, 1935.
11 Оканенко А., Наукозі записки з цукровой промысловости, стр. 456, 1930.
12 Опарин А. И., Успехи химии, т. III, вып. 2, 1934.
13 Опарин А. И., Дьячков Н. Н., Глазунов И. В. и Иванова Т. М., Журнал сах. пром-сти, т. 5, 7-8, стр. 393, 1931.
14 Опарин А. И. и Рискина С., Труды Центр. ин-та сах. пром-сти, вып. 12, стр. 28, 1934.
15 Оппенгеймер К. и Кун Р., Ферменты, 1932.
16 Палладин В. И., Работа ферментов в живых и убитых растениях, С.-Петербург, 1910.
17 Смирнов А. И., Из результатов вегетац. опытов лаб. Прянишникова, т. XIII, 1925.
18 Смирнов А. И. Труды Научного ин-та табачной пром-сти, № 46, 1928.
19 Смирнов А. И., Физиолого-биохим. основы обработки табачного сырья, Научный ин-т табачной пром-сти, 1933.
20 Смирнов А. И. и Алисова З., Научно-агрономич. журнал № 5-6, 1925.
21 Смирнов А. И. и Ерыгин Н. С., Труды ЦИНС, вып. 8, Раб. Агрох. сект., т. 1, стр. 1, 1932.
22 Туева О. Ф. Известия Биол. научно-иссл. ин-та при Пермском гос. ун-те. т. IV, 479, 1926.
23 Щерба С. В., Практика известкования, Справ. по удобрениям, изд. НИУ, стр. 629, 1933.
24 Щербаков А. П., Химизация соц. земл., № 9, 1937; № 4, 1938.
25 Щербаков А. П., Известия АН СССР, № 2, 1938.
26 Atterberg S., D. Landw. Presse, N 2, S. 1035, 1891.
27 Boning K. u. Boning-Seuber E., Zentralblatt Bakteriologie u. s. w., B. 39, N 5—7, 1933.
28 Briggs G. E., Proc. Roy. Soc. of London, 13, 94, 1922.
29 Dhein A., Landw. Jahrbüch., 4), H. 2, S. 255, 1925.
30 Doby G. u. Hibbart, Bioch. Ztschr., 178, 1928.
31 Gassner G. u. Goeze G., Ztschr. f. Bot., 27, 1934.
32 Gassner G. u. Goeze G., Ber. d. deut. bot. Ges., 50-a, 1932.
33 Gassner G. u. Goeze G., Ztschr. f. Pflanzenernähr. Düng. u. Bodenkunde G. A., 36, S. 61, 1934.
34 Gregory E. C. a. Richards, Ann. of Bot., 43, 1929.
35 Hartt C. E., Bot. Gazette, 88, 229, 1929.
36 Hartt C. E., Plant Physiol., 9, 399, 1934.
37 Hellriegel H., Jahresberichte f. Agric. Chem., X, 117, 1868.
38 Jljin W. S., Bioch. Ztschr., Bd. 132, H. 4—6. 1922; Bd. 145, H. 14—18, 1924.
39 James W. O. a. Penston N. L., Ann. of Bot., April, 147, 279, 1933.
40 Jenssen G. a. Bartholomew R. F., J. Agric. Res., v. 40, N 3, 243, 1930.
41 Jenssen G. a. Bartholomew R. F., J. Agric. Res., 38, 1929.
42 Klinkowski M., Die Ernähr. d. Pflan., 31, 21, 1935.
43 Maiwald K., Ztschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenkunde, G. A., 9, S. 86, 1927.
44 Mewius W. u. Dikussar I., Jahrbüch. f. Wiss. Bot., 73, 4, 654, 1930.
45 Muller D. u. Larsen, Planta, Bd. 23, H. 4, S. 501, 1935.
46 Nightingale C. J., New Jerss. Agric. Exper. Stat. Bull., 4, 90, 1930.
47 Nobbe F. J., Landw. Versuch. Stat., 13, 331, 1870.
48 Pagnol A., Biedermanns Zentralblatt, H. 5, S. 346, 1878.
49 Palladin W. J., Berich. d. deut. bot. Ges., 10, 179, 1892.

[50] Penston N. L., Ann. of Bot., 45, 180, 1931.
[51] Remy G. H. u. Liesegang, Landw. Jahrbüch., 64, 213, 1926.
[52] Rohde G., Ztschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenkunde, A, 44, 1—2, S. 1—29, 1936.
[53] Rohde G., Die Ernähr. d. Pflanze, 33, 4, 1937.
[54] Rohde G.,Ztschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenkunde, 44, 4—6, S. 274, 1936.
[55] Schieck W., Arch. f. Pflanzenbau, Abt. A, 6, 458, 1931.
[56] Schmalfuss K., Ztschr. f. Pflanzenernähr. Düng. u. Bodenkunde, G. A., 28, 300, 1933.
[57] Schmalfuss K., Naturwiss. u. Landwirt. Abhandl. Vorträge über Grundlagen, u. s. w., H. 19, 1936.
[58] Schurmeyer A., Pflug. Archiv. f. Physiol., 208, 595, 1925, цит. по Опарину Успехи химии, т. III, вып. 2, 1934.
[59] de Saussure, цит. по Егорову, 35, 1804.
[60] Stoklasa J. u. Matoušek A., Beiträge z. Kenntnis d. Ernährung d. Zuckerrübe, Jena, 1913.
[61] Weber R., Versuch Stat., 18, S. 40, 1875.
[62] Wilfart Th., Arbeit. d. d. Landw. Gesellsch., H. 34, 1898.
[63] Wilfart Th. u. Wimmer G., Arbeit. Deutsch. Gesellsch., H. 68, 1902.
[64] Wohlbier W. u. Meifert, Biedermanns Zentralbl., Bd. 6, S. 321, 1936.

A. P. SCHERBAKOV. EFFECT OF POTASSIUM ON CARBOHYDRATE METABOLISM IN PEAS UNDER CONDITIONS OF NORMAL DAYLIGHT

SUMMARY

In this investigation the task was set to trace the influence of potassium nutrition on the carbohydrate metabolism and on the activity of some carbohydrates (saccharase and amylase) in peas at various stages of development. Experiments were conducted upon water cultures. The lack of potassium perceptibly affected the general habitus of the plant as early as on the tenth day of development of the peas. Later on the morphological peculiarities of the potassium deficient plants became still more prominent (reduction of the number of buds, weak root system, weak stalk and small foliage surface, pale colour of leaves, etc.). With the decrease of potassium supply in the nutrient medium the rate of increase of organic mass was lowered. The percentage of dry substance in plants, deficient in potassium, was somewhat higher than in those grown on an adequate mixture, a phenomenon directly related to water-binding capacity of vegetative tissues.

The quantity of substances soluble in alcohol is markedly lowered at all stages of development in plants grown on an inadequate supply of potassium, as compared with a normal series.

The migration of reserve substance from the cotyledons to the axial organs was greater in plants suffering from a shortage of potassium. Under the conditions of normal supply of potassium, the amount of carbohydrates increased in the course of vegetation. A reduced supply of potassium resulted in a lowered rate of carbohydrates accumulation. When potassium was eleminated from the nutrient medium the plant could weakly accumulate carbohydrates during the first twenty days only. Towards the end of vegetation the amount of carbohydrates was even lowered, as compared with the preceding period, while there was an increase of dry matter.

An analogous picture was observed with regard to all forms of carbohydrates.

The amount of monoses proved to inerease wich potassium deficiency both in separate organs and in the whole plant compared to plants grown in an adequate nutrient mixture. While the amount of saccharose

in the plants was in direct proportion to the potassium supply indefinite results were obtained as regards maltose.

The consumption of reserve carbohydrates of the cotyledons proceeded with higher intensity in the plants which suffered from potassium shortage. This is connected with an increased rate of migration of carbohydrates to the axial organs.

The decreased capacity to form polysaccharides in plants grown under conditions of potassium shortage, was apparently connected not only with increased respiration intensity and lowered assimilatory activity, but also with the character of enzymatic activity.

The greatest increase in the activity of saccharose and amylase in all organs of the plants was observed in those cases when potassium was excluded from the nutrient medium.

The lack of potassium in the nutrient medium apparently changed the direction of enzymatic activity, i. e. it caused a shift of the equilibrium of the reversible enzymatic reaction towards hydrolysis. With the growth of the plants the saccharase activity in the cotyledons decreased, while it increased in the axial organs and leaves. The amylase activity increased in the leaves and in axial organs only up to the 20-th day and then dropped considerably.

The content of K_2O in the plant was the greater the higher the concentration of potassium in the nutrient medium was. Plants, grown in the absence of potassium, gave off potassium the 32-d day into the nutrient mixture.

Taking into consideration the sum total of experimental findings and of the data given in literature, we may say that potassium, acting directly on the water balance of the plants, brings about deep physicochemical alterations in the vegetable organism, bearing on cell protoplasm and in particular on carbohydrate metabolism and enzymatic reactions. Therefore, the effect of potassium on carbohydrate metabolism, thought indirect rather than direct, should be considered as due to the alteration of the equilibrium of enzyme reactions, for this appears to be the prominent feature of the physiological rôle of potassium.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

С. А. КАСПАРОВА

О РОЛИ НЕКОТОРЫХ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ В ОПРЕДЕЛЕНИИ УСТОЙЧИВОСТИ ЦИКОРИЯ ПРИ ХРАНЕНИИ

(Представлено академиком А. Н. Бахом)

Культура цикория весьма устойчива к микроорганизмам в условиях полевого возделывания; в период же хранения устойчивость снижается, и корни, заражаясь главным образом сапрофитными грибами, подвергаются гниению.

Основным возбудителем болезни цикория является склеротиния *Sclerotinia* Lib. (sin. *Sclerotiorum*). Общеустановленные мероприятия по борьбе с склеротинией являются временным воздействием и не позволяют устранить болезнь при хранении цикория. Чтобы удлинить срок хранения цикория, было сосредоточено главное внимание на изучении сохранения естественной сопротивляемости корней. Сопротивляемость корней цикория обусловливается их физиологически состоянием при поступлении на хранение. Значительную роль в усилении естественного иммунитета играют элементы минерального питания, внесенные в период вегетации. Внесение калия и фосфора обеспечивает сохранность корня в течение хранения, а азота уменьшает. В присутствии калия повышается деятельность пероксидазы, уменьшается общая потеря в весе корня и содержании инулина. Присутствие калия в корнях изменяет ход физиологических процессов, связанных с устойчивостью цикория. Значительную роль в повышении устойчивости цикория играют также микроэлементы — иод и бор, внесенные в почву.

Цикорий, как известно, в условиях СССР возделывается в качестве сырья спиртовой промышленности. При вегетации корни цикория, на что нами указывалось неоднократно ранее, отличаются высокой сопротивляемостью микроорганизмам. При хранении же цикорий в течение весьма короткого срока теряет свою сопротивляемость. В районах постоянного заводского хранения потери цикория от микроорганизмов достигали 40—50%, а иногда и больше. Основным возбудителем болезней цикория при хранении является склеротиния (*Sclerotinia* Lib. sin. *Sclerotiorum*). Эпидемия склеротинии часто ставила под угрозу не только технический цикорий, но также и маточный. Обследования, проведенные нами в первые годы внедрения культуры цикория и хранения корней (1933—1934 гг.) в различных районах цикоросеяния при закладке и зимнем хранении, дали следующие результаты: качество закладываемого цикория во всех районах хорошее, количество больных при закладке ничтожное, но при дальнейшем хранении оно сильно возрастает (табл. 1).

Таблица 1

Устойчивость цикория при хранении

Совхоз	Сорт	Дата анализа	Заводский		Маточный	
			здоровый	больной	здоровый	больной
			в %		в %	
«Отрадное» (Моск. обл.)	Силезск.	Октябрь 1933 г.	99.4	0.6	99.7	0.3
		Январь 1934 г.	52.2	47.5	88.5	11.5
Тюрнясево (Татария)	»	Сентябрь 1933 г.	99.2	0.8	83.8	16.2
		Январь 1934 г.	39.3	61.7	63.6	36.4
Скуратово (Черн. р.)	»	Ноябрь 1933 г.	99.1	0.9	96.9	3.1
		Февраль 1934 г.	76.7	23.3	90.8	9.2

Как видно из приведенных цифр, в благоприятные годы распространения склеротинии (тем более при отсутствии техники хранения) длительное хранение цикория было весьма затруднительно. Все мероприятия, которые проводились нами по борьбе со склеротинией, как то: известкование корней, испытание формалина, хлорпикрина и других антисептиков, являлись лишь временным воздействием; они не могли бесповоротно устранить болезни цикория. Слабая сопротивляемость цикория микроорганизмам заставила нас заняться изучением факторов, связанных с устойчивостью корней. Факторы, усиливающие или ослабляющие естественный иммунитет цикория, весьма многообразны — климатические, почвенные, условия питания и, наконец, физиологическое состояние корней, поступающих на хранение.

В данной работе нас интересовала главным образом роль минерального питания цикория в связи с физиологическими изменениями корня при хранении.

Существующие работы о связи минерального питания растений с устойчивостью их к микроорганизмам выдвигают ряд разноречивых положений.

1) Вавилов ([3]), Stakman ([30]) и Aamodt ([18]) не могли установить связи между питанием растения и восприимчивостью его к болезням (усиленным удобрением пшеницы селитрой не добились заражения ржавчиной);

2) H. Müller ([29]), Klinkowsky ([26]) и др. указывают на повышение устойчивости в результате внесения калийных солей в почву. Многочисленными работами, проведенными на Ротамстэдской опытной станции, установлено, что листья свеклы, которые возделывались на участках, лишенных фосфора и калия, поражались ржавчиной, в то время как на других участках по фону фосфора и калия были полностью сохранены;

3) Hart ([25]) и другие придают азоту большое значение в устойчивости растения. Растения, выращенные по азотному фону, слабо противостоят ржавчине.

Если считать вполне установленным отрицательное и положительное влияние минерального удобрения на устойчивость культурных растений, то далеко нельзя ограничиться, как справедливо отмечает Вавилов, простой формулой повышения или понижения устойчивости от того или иного элемента. Известно из многочисленных работ, что устойчивость меняется не от непосредственного влияния калия или азота, а от тех изменений, которые происходят в клетке растения в присутствии этих элементов. С поступлением питательных элементов в растении изменяются физические и химические свойства раститель-

ных клеток, поэтому в разрешении вопроса об устойчивости растений к микроорганизмам мы сталкиваемся с целым комплексом сложных моментов.

Литературные данные по этим вопросам вкратце сводятся к следующему.

Bewley (19), применяя суперфосфат под растения, пришел к выводу, что устойчивость растений к склеротинии понижается. Автор объясняет низкую устойчивость растений, выращенных по суперфосфату, повышением кислотности клеточного сока, что благоприятствует развитию мицелия в ткани хозяина-растения. Повышение восприимчивости растения к болезням от нитратов Рёссель объясняет изменением клеточных стенок, гистологическим изменением тканей или содержанием клеточного сока.

Gassner и Hassebrauk, ведущие большие экспериментальные работы в связи с удобрением и устойчивостью растений, пришли к следующему результату.

Соли K и P вызывают значительные изменения в восприимчивости сортов пшеницы к бурой ржавчине. Азотистые соединения, как органические — аспарагин, гликоголь, мочевина, так и неорганические, повышают восприимчивость. Действие азотистых веществ при этом проявляется при условии обеспечения растения углеродом.

Кроме основных минеральных элементов приписывают большую роль в создании устойчивости растений также и микроэлементам. Многие исследователи — Смирнов ([12]), Сергеев ([11]) и др. ([10]) — отмечают, что для нормального развития растения необходимы микроэлементы так же, как и основные элементы, так как микроэлементы являются катализаторами биохимических реакций, которые своей химической энергией влияют на процессы оксидации, редукции и ферментации. Bertrand ([11]) считает, что Br и I, содержащиеся в каждом растении в ничтожном количестве, не менее важны, чем витамины. Влияние микроэлементов на устойчивость растений к различным паразитам, как сердечковая гниль свеклы, болезнь салата и др., установлено в иностранной и русской литературе [Белоусов (2), Hargae ([24]), Солунская ([13]) и др.].

Как видно, влияние минерального питания на устойчивость растения огромное, но наряду с этим все затронутые вопросы относятся главным образом к периоду вегетации.

Что же касается влияния минерального удобрения на устойчивость корне- и клубнеплодов при хранении, то этот вопрос находится в весьма зачаточном состоянии, хотя разрешение его представляет огромный теоретический и практический интерес. В нашей работе сделаны некоторые попытки установить связь между минеральным питанием и биохимическими процессами, происходящими в корнях при хранении, и влиянием этих процессов на поражаемость цикория склеротинией (*Sclerotinia Sclerotior.*), основного паразита, вызывающего массовое гниение цикория в период хранения.

В работе, ранее проведенной нами с культурой цикория в Научно-исследовательском институте сырья спиртовой промышленности, удалось выявить, что минеральное питание не изменяет степени поражаемости цикория мучнистой росой и ржавчиной, которые в благоприятные годы развития сильно повреждают надземные органы цикория. Корни же цикория в период вегетации весьма устойчивы к болезням, независимо от фона минерального удобрения. В период же хранения степень их устойчивости находится в тесной зависимости от того или иного минерального удобрения, внесенного под цикорий в период вегетации. Так, цикорий, выращенный по увеличенным дозам азота, сильно теряет свою сопротивляемость, по калию же весьма устойчив до конца хранения, фосфор занимает промежуточное положение между калием и азотом [Каспарова ([7])].

К сожалению, отсутствие данных в предыдущей нашей работе по биохимической характеристике сохраняющегося цикория, выращенного по различным минеральным удобрениям, не позволяет делать

каких-либо выводов по обоснованию устойчивости цикория; это обстоятельство и заставило продолжить настоящую работу под руководством проф. А. И. Опарина.

Условия постановки опыта

Опыты ставились (в вегетационном домике) в сосудах на подзолистой почве, имеющей pH = 5.5 в солевой вытяжке и 6.2 в водной. Сорт силезский, семена получены из селекционного отдела Всесоюзного института сырья спиртовой промышленности. В первой схеме опыта изучалось влияние возрастающих доз минерального удобрения на устойчивость цикория к склеротинии в период оформления корешков технической зрелости и хранения.

1) Без удобрения; 2) NPK; 3) N_2PK; 4) NP_2K; 5) NPK_2.

Во второй же схеме изучалось действие микроэлементов — бора и иода.

1) NPK, 2) NPK + 1 доза иодистого калия, 3) NPK + 3 дозы JK, 4) NPK + 1 доза буры, 5) NPK + 3 дозы буры.

Дозы удобрения:

2 г в виде сернокислого аммония.

K_2O 1.7 г в виде хлористого калия.

P_2O_5 1.7 г в виде фосфорнокислого кальция на 7 кг почвы.

JK 0.001 г на 1 кг почвы.

Иод вносился в виде иодистого калия из расчета 0.001 г действующего начала на 1 кг почвы.

Бор вносился в виде борной кислоты. Дозировки для бора те же, что и для иода.

Влажность почвы 60% от полной влагоемкости почвы. Повторность восьмикратная. Одинарная доза всех удобрений вносилась непосредственно в почву при набивке. Двойная же доза вносилась равными количествами в три срока — при набивке, при первом прореживании 26/VI и при последнем 28/VII. Посев 20/V. При посеве высаживалось в каждый сосуд по 15 проросших семян; через несколько дней, после дружных всходов, лишние проростки были удалены, так что во всех сосудах осталось до конца уборки по одному растению.

Одна серия корней по указанной схеме анализировалась в сентябре после уборки цикория, другая серия тотчас же, последняя серия осталась на хранении до весны; после хранения они также были анализированы. Корни хранились в ящиках с песком, где температура в весенние месяцы колебалась от 1 до 2°, а в течение зимы от 0 до + 3°. При ликвидации опыта в апреле температура доходила до + 1°.

Подготовка материала к анализу и методика анализа

Перед анализом все корни тщательно промывались водопроводной водой, затем стерилизовались сулемой концентрации 0.02% в течение 20 мин. После стерилизации корни промывались тщательно стерильной водой. Стерилизованные корни в инокуляционной камере стерильным ножом разрезались на 4 четвертинки, каждая из четвертинок помещалась в предварительно стерильную банку и тотчас же подвергалась заражению *Sclerot. Sclerot.* путем нанесения грибницы на раненую поверхность корня. В банках поддерживалась влажность 100% и температура 20°. Так как по каждому варианту мы имели по 8 корней (восьмикратная повторность), поэтому в каждую банку помещалось по 8 четвертинок. Во вторых четвертинках определялось развитие дрожжей (антибиос), в третьих — химический состав (инулин, ферменты, формы азота, сухое вещество). Наконец, в последних четвертях определялись ряды кутинизированных клеток.

Заражение. Для заражения выведена чистая культура *Sclerotinia Sclerotiorum* из зараженных корней цикория, которая в дальнейшем поддерживалась на естественном цикорно-агаровом декокте, приготовленном таким образом: цикорий, разрезанный на мелкие ломтики, варился в воде (1 : 3) в течение 3 часов, затем фильтровался.

К фильтрованному цикорному соку прибавлялся русский агар (1 : 8) и после повторной фильтрации цикорно-агаровый декокт разливался по пробиркам. Полученный декокт использован в качестве питательного субстрата для чистой культуры. Корни в банке хранились 24 дня, по истечении этого срока отмечалась степень зараженности корней по отдельным минеральным удобрениям, путем измерений зараженной площади и определения глубины проникновения грибницы в ткань корня.

Антибиос — по Опарину и Куплянской (9). Полученный из стерильных корней сок прибавлялся к стерильной искусственной среде Hansen в пробирках совершенно одинакового объема по такой схеме:

Hansen	Сок
0	10.0 мл
7.5	2.5 »
5.0	5.0 »
10.0	0

В каждую пробирку вносился 0.5 мл раствора с однодневными дрожжами расы «S» и ставился в термостат на 46 час. По истечении этого срока производился учет дрожжей в камере Thoma.

Кутинизированные ряды. Четвертинки корней помещались в вакуум-эксикатор, где поддерживалась влажность 100% при комнатной температуре 16—18°. Через каждые два дня полученные из корней срезы погружались в каплю хлор-цинк-иода. При просмотре срезов под микроскопом, учитывалось количество опробковелых клеток, которые окрашиваются от хлор-цинк-иода в желтый цвет.

Каталаза и пероксидаза. 10 г мязги тщательно растирается с кварцевым песком и помещается в эрленмейеровскую колбу в 250 мл + 100 мл воды + + 3 мл толуола. После 4-часового стояния в темноте при комнатной температуре смесь фильтруется и из фильтрата берется 15 мл в колбу № 1 и нагревается 5 минут для убивания фермента на кипящей водяной бане и охлаждается; во вторую колбу берется 15 мл раствора без нагревания. В каждую колбу добавляется по 15 мл воды и 5 мл 1%-ной перекиси водорода. Смесь оставляется на 30 мин. на водяной бане при температуре 25°. После этого в каждую колбу добавляется по 2 мл серной кислоты и титруется 0.1N $KMnO_4$ до появления устойчивого окрашивания. Деятельность каталазы выражается количеством разложенной перекиси водорода в миллилитрах 0.1N $KMnO_4$, перечисленное на 1 г сырого вещества.

Для определения пероксидазы из экстракта, полученного для определения каталазы (после настаивания 4 часа и фильтрования), берется также по 15 мл раствора в две колбы, одна из них нагревается на кипящей водяной бане, а другая остается без нагревания. Затем в обе колбы добавляется по 15 мл воды, 5 мл 10%-ного раствора пирогаллола + 5 мл 1%-ной перекиси водорода. Смесь оставляется в термостате на 24 часа при температуре 30°. Образовавшийся пурпурогалин определяется титрованием по методу А. Н. Баха и Збарского.

Инулаза. 10 г мязги тщательно растирается и ставится 100 мл воды и 3 мл толуола + буфер pH 3.8 в термостат при температуре 30° на 24 часа. По истечении этого срока смесь фильтруется в мерную колбу объемом 20 мл. Остаток мязги промывается десятикратно горячей водой, затем раствор в колбе охлаждается, осаждается уксуснокислым свинцом и доводится до метки. Из этого раствора берется определенное количество и определяются моносахара и сумма сахаров по Бертрану. В контрольных же пробах определяются моносахара и общая сумма сахаров тотчас же после растирания мязги.

Инулин — по Бертрану, после 30-минутного гидролиза с соляной кислотой. Общий азот определяется по Кьельдалю. Для определения белкового азота (16) бралась навеска в 25 г мязги и 100 мл воды, нагревалась на водяной бане в течение 15 мин. при 80—85°, затем прибавлялось 25 мл $CuSO_4$ (60 частей на 1000 мл воды) и 25 мл NaOH (NaOH 12.5 на воды) и вновь нагревалась в бане в течение 15 мин., затем после остывания отфильтровывалась и в 20 мл фильтрате определялся азот по Кьельдалю. Разность между этим определением и определением общего азота по Кьельдалю давала содержание белкового азота в корне.

Физиологическая характеристика цикория в связи с устойчивостью его в период вегетации и хранения

Цикорий развивался в вегетационных сосудах довольно энергично, несмотря на небольшой объем последних. Из веса прореженных растений видно, что цикорий обнаруживает весьма интересные физиологические реакции на питательные элементы почвы. Первый период цикорий резко положительно отзывается на фосфор, что было ранее установлено опытами Авдонина и Каспаровой (1), и слабо на калий.

Цикорий, вследствие своей слабой корневой системы, в начальной стадии развития не в состоянии использовать трудно растворимые фосфаты почвы, поэтому он хорошо реагирует на внесение фосфора извне. К концу же периода вегетации, благодаря мощному развитию корня, цикорий начинает использовать почвенный фосфор. Азот занимает промежуточное положение. К концу вегетации подъем развития по фосфору частично падает, и калий по урожаю занимает первое место (табл. 2). Резкий подъем по калию, повидимому, связан с тем, что в этот период в цикории происходит успешное сахаронакопление, и в этом процессе калий, будучи связанным с углеводным обменом, играет важную роль. Чтобы выяснить степень устойчивости к склеротинии *(Sclerotinia* Lib. sin. *Sclerotiorum)* молодые проростки после каждого прореживания искусственно заражались в сосудах, без выкапывания их из почвы, при этом были приняты все меры, чтобы создать оптимальные условия для развития гриба. Зараженные и контрольные растения при заражении покрывались стеклянными колпаками в течение 10 дней, за исключением ночных часов, для поддержания влажности атмосферы, для чего были помещены стаканы с водой. Чтобы растения постоянно пользовались притоком свежего воздуха, колпаки через каждые 3 часа снимались. Ни проростки, ни молодые корешки не удалось заразить независимо от минерального фона. Это обстоятельство дает нам повод утверждать, что до тех пор, пока у цикория происходит активный рост, сопротивляемость корня очень высока, поэтому проникновение грибницы в ткань корня чрезвычайно затруднено. Сопротивляемость корней цикория в период вегетации является одной из характерных особенностей этого растения.

Таблица 2

Динамика развития цикория по различным удобрениям

№	Схема опыта	Дата наблюдения			
		26/VI	8/VII	10/VIII	20/X
		вес одного растения (в г)		вес корня (в г)	
1	Без удобрения	3.26	18.59	31.57	100.35
2	NPK	10.51	34.11	47.32	173.8
3	N_2PK	8.62	21.67	31.47	176.4
4	NP_2K	14.39	37.42	50.66	193.6
5	NPK_2	10.89	32.54	53.34	196.0

Попытка объяснить устойчивость цикория реакцией почвы, его клеточного сока, анатомическими изменениями в строении корня в период роста положительных результатов не дала. Независимо от возраста и указанных выше изменений корни цикория заражаются склеротинией лишь тогда, когда прекращается дальнейшее развитие их, после уборки или в течение вегетационного периода, но только после выкапывания их из сосудов. Мы склонны объяснить причину устойчивости цикория в период вегетации присутствием в корнях каких-то специфических веществ, являющихся промежуточным продуктом обмена веществ, которые препятствуют развитию микроорганизмов в корнях цикория. На наличие специфических веществ, задерживающих развитие кагатных микроорганизмов в сахарной свекле, указано ранее Опариным и Куплянской (9) в проведенной ими большой экспериментальной работе, где установлена связь между концентрацией этого специфического вещества и иммунностью корней цикория.

Данный вопрос является предметом специального исследования. Работа, проведенная нами в этом направлении, будет освещена особо. В данном случае можно ограничиться только небольшим материалом, иллюстрирующим высказанное положение.

Серия опытов была ликвидирована за месяц до уборки, таким образом корни подверглись искусственному заражению, без выкапывания их из сосудов. Одновременно с этим корни параллельной серии были выкопаны из сосудов, вымыты и стерилизованы, при этом каждый корень был разделен на 4 четвертинки: одна четвертинка заражена тотчас же после копки склеротинией, другая оставлена на 5-дневное подсушивание, из третьей извлечен сок для дрожжевого теста, а четвертая проморожена, и сок ее также использован для дрожжей.

Таблица 3

Устойчивость корешков в период вегетации

Дата наблюдений	Схема опыта	Зараж. склеротинией [1]			Дрожжи расы «S» в соке корня		
					извлечение сока		
		в сосудах	выкоп. из сосуда	выкоп. и заражено через 5 дн.	тотчас	через пять дней (в мл)	после промор. в 1 мл среды
22/IX	О	—	0.42	4.43	—	0.32	4.28
	NPK	Не заразились	0.25	6.18	Единичные в поле зрения	0.48	5.18
	N_2PK		0.36	7.23		0.39	4.81
	NP_2K		0.19	5.92		0.28	5.42
	NPK_2		0.28	5.12		0.32	4.19

Результаты, представленные в табл. 3, после заражения склеротинией и посева дрожжей в соке, извлеченном из корней различного со-

[1] Указан размер зараженной части в процентах от общей массы корня.

стояния, показывают, что устойчивость корня в период вегетации зависит от физиологического состояния корней, характеризующихся наличием специфического вещества, условно названного Опариным антибиосом. Влияние этого вещества на устойчивость корней цикория зависит не от какого-либо одного фактора питания или реакции сока и др., а от общего хода физиологических процессов, протекающих в корне во время роста.

Вещество это весьма неустойчивое, потому что после 5-дневного подогревания или промораживания теряет силу противодействия. В работе Опарина и Куплянской (9) мы находим следующее объяснение этого явления.

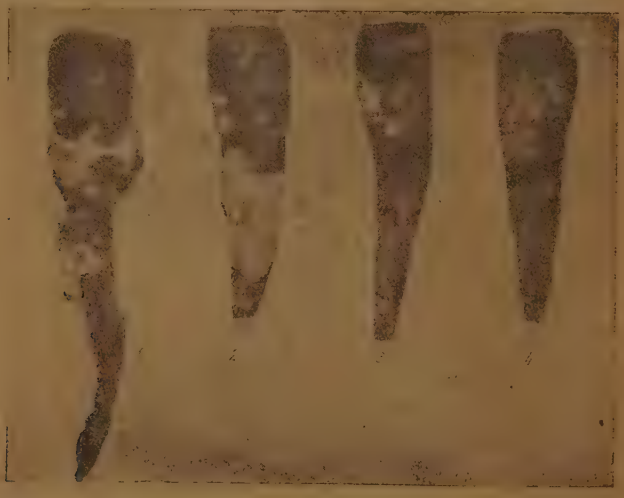
Концентрация этих веществ (антибиоса) в клеточном соке поддерживается на определенном уровне при нормальном течении физиологических процессов в корне, зависящих от соотношения скоростей отдельных реакций, протекающих в живой клетке. При изменении соотношения скоростей отдельных биохимических реакций динамический уровень концентрации антибиоса промежуточного продукта может сравнительно быстро и весьма резко понизиться.

Таблица 4

Схема	Корни цикория (в %)	
	больные	здоровые
O	62.5	37.5
NPK	75.0	25.0
N_2PK	100.0	0
NP_2K	50.0	50.0
NPK_2	12.5	87.5

К концу же периода вегетации, когда динамика жизненных процессов в корне падает, цикорий становится менее устойчивым к склеротинии, при этом устойчивость корней различна в зависимости от минерального питания цикория, что установлено после уборки корней и искусственного заражения их склеротинией.

Результаты заражения после уборки, приводимые в табл. 4, пока-



Фиг. 1. Влияние различных минеральных элементов на хранение корней цикория: 1) N_2PK; 2) NPK; 3) NP_2K; 4) NPK_2

зывают, что роль минерального питания в устойчивости цикория несомненно велика.

По проценту зараженных корней азот занимает первое место. Корни по калию в сравнении со всеми остальными удобрениями самые устойчивые (фиг. 1). Наименьшая зараженность по фосфору и другим удобрениям. Аналогичные результаты мы получили при испытании дрожжевого теста (табл. 5).

Таблица 5

Развитие дрожжей в соке цикория

Схема опыта	Количество дрожжей (в миллионах) на 1 мл среды				Примечание
	Н — 10 см³	С — 2.3	С — 5.0	С — 10.0	
О	5.80	4.0	6.7	6.4	Н — среда
NPK	5.80	4.1	8.2	6.5	С — количество цикорного сока, прибавленного к среде
N_2PK	5.80	3.7	5.0	5.1	
NP_2K	5.80	4.5	5.1	5.2	
NPK_2	5.80	3.7	3.0	3.0	

Слабое развитие дрожжей наблюдается в соке, полученном из корней по калию. Отрицательная роль азота на устойчивость цикория к дрожжам менее резко выражена, чем при заражении склеротинией.

После уборки нас интересовало поведение корней цикория к склеротинии и те изменения внутренних процессов, которые связаны с хранением, в первую очередь, деятельность ферментов. Рубин ([19]) рассматривает резко выраженную активность фермента как одну из главнейших причин неустойчивости овощей при хранении.

К сожалению, в литературе сведения о влиянии минерального питания на биохимические процессы, происходящие при хранении корнеплодов, особенно на каталазу и пероксидазу, очень ограничены и разноречивы. Biech ([20]), работая с картофелем, установил, что азотистые удобрения дают максимальную активность каталазы, а калийные минимальную. Оканенко ([21]), испытывая действие азотистого удобрения на активность энзим свеклы, пришел совершенно к противоположным выводам. Он нашел, что азотистое удобрение сильно повышает активность пероксидазы и мало действует на каталазу.

Klinkowski ([27]) связывал активность каталазы с плодородием почвы.

Во всех имеющихся работах нельзя найти единого мнения о влиянии минеральных удобрений на активность ферментов. Результаты наших опытов показали, что существенной разницы между активностью каталазы по минеральным удобрениям в период уборки не наблюдается (табл. 6).

Кроме того, каталаза находится вне связи с устойчивостью, потому что цикорий, выращенный по различным минеральным удобрениям, обладает различной устойчивостью, на что было указано выше, в то время как активность каталазы почти по всем минеральным удобрениям при уборке одинакова. В течение хранения цикория активность каталазы изменяется в сторону увеличения, причем по неудобренному фону и NPK менее активна, чем по повышенным дозам азота, фосфора и калия. Надо полагать, что в данном случае повышенная деятельность каталазы косвенно связана с минеральным удобрением.

Увеличение активности каталазы к концу хранения происходит от прорастания корней с самого начала закладки, причем по увеличенным дозам калия, фосфора и азота энергия прорастания корней значительно выше, чем без удобрения и по полному минеральному питанию.

Таблица 6

Схема	Деятельность			
	каталазы [1]		пероксидазы [1]	
	до хранения	после хранения	до хранения	после хранения
О	7.6	29.6	4.1	6.8
NPK	10.0	28.5	5.0	7.2
N_2PK	7.7	30.9	3.7	7.9
NP_2K	8.9	32.4	6.3	9.9
NPK_2	8.4	34.1	9.7	11.7

По работам Трупп ([15]) каталаза не изменялась в течение хранения, потому что культуры, с которыми она работала (лук, капуста), зимою не прорастают. Повышенная деятельность каталазы установлена ею только к концу хранения, что автор также объясняет прорастанием.

В нашей работе невозможно было при низких температурах вызвать деятельность грибницы при искусственном заражении. Контрольные (незараженные) корни находились в одинаковых условиях с зараженными, поэтому частичное прорастание было неизбежно.

Чтобы говорить о неизменности каталазы в период хранения, необходимо создать условия полного покоя для корней цикория. Этого невозможно достигнуть даже при низких температурах, так как у цикория почти отсутствует период покоя, пока сохранена его жизнедеятельность.

Гораздо больший интерес представляет пероксидаза, активность которой находится в определенной зависимости от фона минерального питания и устойчивости цикория.

Из приведенной выше табл. 6 ясно видно, что активность пероксидазы к концу хранения повышается по всем минеральным удобрениям в сравнении с уборкой.

Повидимому, повышение активности пероксидазы характерно для многих хранящихся клубней корнеплодов. Так, работы, проведенные с разными сортами картофеля, установили, что почти во всех сортах картофеля активность пероксидазы к концу хранения сильно повышается даже в тех сортах, в которых в начале хранения не удавалось обнаружить следов пероксидазы, а если и обнаруживали, то в 7—8 раз меньшую активность, чем после хранения. Как при уборке, так и после хранения в наших опытах намечается меньшая активность пероксидазы по неустойчивым корням, выращенным по фону азота и без удобрения, и большая по устойчивым корням, выращенным по фону калия и несколько по фосфору (фиг. 2). Полученные данные согласуются с результатами работ Рубина, где у прекрасно хранящегося сорта капусты «Амагер» активность пероксидазы выше активности пероксидазы неустойчивого сорта № 1. Противоречие этому мы встречаем в работе Сухорукова, который считает, что показателем устойчивости растения является подавленная окислительная деятель-

[1] Цифры показывают деятельность каталазы и пероксидазы на 1 г сырого вещества, выраженного в мл 0.1N $KMnO_4$.

ность и, в частности, пониженная активность окислительных ферментов по сравнению с растениями неимунными. После шестимесячного хранения корни цикория также оказались устойчивыми по калию, несмотря на то, что в сравнении с уборкой корни по всем минеральным удобрением значительно потеряли свою сопротивляемость (табл. 7).

Для селекционных целей, где предъявляются высокие требования к сортам культур, все корни, на которых имеется наличие источника инфекции, бракуются как негодные для продолжения поколения; требования промышленности несколько иные: в производстве используется сырье для переработки, частично пораженное микроорганизмами, после предварительного учета потерь и качества сырья. Определение степени поражения ткани от общей массы корней по различным минеральным удобрениям показывает, что общая площадь корней по калию, охваченная грибницей, наименьшая—0.77%_(табл. 8), по азоту пораженность корня достигла больших размеров—12.6%. По остальному же фону поражения почти одинаковы.

Фиг. 2. Корни, получившие азот и калий: 1) N_2PK; 2) NPK_2

Как видно из результатов опыта, внесением калия мы не в состоянии получить полностью невосприимчивых к микроорганизмам корней, в частности к склеротинии, пригодных для селекционных целей.

Таблица 7

Влияние хранения на устойчивость цикория

Схема опыта	Степень устойчивости				
	Scler. Sclerot.		дрожжи в 1 мл среды (в миллионах)		
	% заражен. корней	Hans. 10	C = 2.5	C = 5.0	C = 10.0
O	42	6.17	22.4	23.9	26.0
NPK	47	6.17	19.15	21.17	23.13
N_2PK	97	6.17	20.20	25.78	31.14
NP_2K	62	6.17	16.80	19.20	22.35
NPK_2	32	6.17	19.70	16.95	18.45

Внесение калия лишь уменьшает количество потерь, увеличивая сопротивляемость корней, что имеет очень важное практическое значение при заводском хранении.

Обычно различные исследователи, связывая устойчивость растения с деятельностью ферментов, в частности каталазы и пероксидазы, ограничиваются лишь указаниями на степень их активности в больных и здоровых растениях [Топеха ([14]) и др.] и, как правило, прихо-

дят все к заключению, что в больных растениях каталаза и пероксидаза активнее, чем в здоровых, и отсюда делают выводы об устойчивости растения.

Если просмотреть имеющиеся работы, проведенные в этом направлении, то окажется, что у больных растений более активны не только каталаза и пероксидаза, но также и многие другие ферменты. Например, в той же работе Топеха ([14]) указывается на большую активность тирозиназы, дегидразы и др. Ясно, что в этом случае активность ферментов связана с деятельностью микроорганизма и с патологическим состоянием растения и никак не может послужить материалом для выяснения роли ферментов в устойчивости растения.

Таблица 8

Дата заражения и учета	Размер пораженной части корня (в см)				
	О	NPK	N_2PK	NP_2K	NPK_2
20/X—14/XI . . .	7	8.5	12.6	7.35	0.77

На основании полученного материала можно считать связь калия с изменением пероксидазы и устойчивостью цикория очевидной, но тем не менее однолетние наши данные и отсутствие каких бы то ни было материалов в литературе по цикорию не позволяют делать окончательных выводов о роли пероксидазы. В этом направлении придется продолжать работу в дальнейшем.

При дальнейшем хранении цикорий в связи с внутриклеточными процессами, происходящими в корнях, при благоприятной температуре 4—5°, теряет свой естественный иммунитет в течение очень короткого срока. Нередки случаи, когда цикорий в течение 2—3 недель хранения полностью поражается микрорганизмами и приходит в негодность, теряя качество сырья. Устойчивость цикория, обусловливающаяся состоянием тургора, содержанием высокого процента сухих веществ и, наконец, общим его физиологическим состоянием, при длительном хранении сильно изменяется. Это происходит оттого, что цикорий относится к культурам с повышенной интенсивностью дыхания, связанной с затратами сухих веществ и инулина; кроме того, цикорий быстро теряет тургор, отсюда и свою естественную сопротивляемость. Сохранения естественного иммунитета в корне при хранении можно достигнуть изменением техники хранения и условий выращивания. Большую роль в регулировании этих процессов играет минеральное питание цикория, особенно калийное, что видно из наших экспериментальных данных (табл. 8 и 9).

Таблица 9

Потери веса при хранении

Схема опыта	В % от первоначального веса корня	
	за 6 мес.	суточные
О	10.9	0.068
NPK	10.8	0.067
N_2PK	11.9	0.084
NP_2K	11.9	0.074
NPK_2	7.0	0.04

Учет веса корней после хранения и сравнение его с первоначальным весом показывают, что потеря в весе по различным минеральным удобрениям неодинакова. По неудобренному и удобренному фону потери одинаковы, наибольшая потеря в весе по азоту и фосфору. По калийному фону потери в весе вдвое меньше, чем по азоту и фосфору.

Физиологическая роль калия в данном случае ясно выражена. По современным представлениям, калий увеличивает водоудерживающую способность коллоидов [Gassner и Goeze ([23]), Kisser и Yokas] и понижает отдачу воды у растений в период вегетации. Аналогичное явление, вероятно, имеет место при хранении. Сохранением воды поддерживается высокое осмотическое давление клеточного сока, поэтому проникновение грибницы в ткань и дальнейшее поражение корней сильно затрудняется; возможно, что это служит одной из причин высокой сохранности цикория по калию при хранении.

На возрастание осмотического давления клеточного сока при поступлении калия имеются указания также в работах Boning ([21]) и Fuchs ([22]), которые устанавливают прямую зависимость между подвяленостью и наличием калия в растениях — при недостатке калия или без него растения более вялые.

Для того, чтобы сделать окончательные выводы, совершенно недостаточно ограничиться определением потери в весе корней. Необходимо дифференцированное изучение потерь влаги клетками, осмотического давления и в связи с этим и степени сопротивляемости корня к склеротинии, поражающей его в период хранения. Эти вопросы явятся содержанием нашей дальнейшей работы.

Потери веса при хранении обусловливаются не только уменьшением воды, но также расходом сухих веществ, затрагивающим дыхание и другие процессы. Опыты наши показали, что расход сухих веществ по калию меньше, чем по азоту и другим удобрениям (табл. 10).

Таблица 10

Потери сухих веществ в корнях при хранении

Схема	Содержание сухих веществ (в проц. от исходного)		Потери сухих веществ	
	до хранения	после хранения	за период хранения	суточные
О	28.0	23.3	4.7	0.0261
NPK	26.5	—	—	—
N_2PK	27.3	21.8	5.5	0.031
NP_2K	28.7	24.1	4.6	0.025
NPK_2	26.8	25.6	3.2	0.018

Если считать установленной роль калия в процессе распада органического вещества, то небольшие потери сухих веществ по калию в сравнении с другими элементами легко объяснимы.

Щербаков ([17]) установил на этиолированном горохе, росшем при недостатке или отсутствии калия, что процессы распада органического вещества шли значительно энергичнее, что выразилось в большей потере сухих веществ за время вегетации, чем у растений, достаточно снабженных калием. Он ставит потерю сухих веществ в зависимость от энергии дыхания, которая у растений, не снабженных калием, была значительно большей. Отсюда следует, что сохранение естественного иммунитета цикория и лежкоспособность корней возможны только понижением потерь запасных веществ. В этих процессах роль калия огромна.

Калий своим присутствием уменьшает расход сахаров в дальнейшем хранении (табл. 11).

Щербаков ([17]) в своих опытах с вегетирующими растениями указывает на более энергичный распад полисахаридов и дисахаридов в отсутствие калия; возможно, аналогичное явление имеет место также при хранении. Larmer ([28]), изучая лежкоспособность сахарной свеклы, выращенной по различным минеральным удобрениям, пришел к заключению, что более устойчивые корни меньше расходовали сахара, чем корни, подверженные заболеванию. Общий азот к концу хранения остался неизменным, водорастворимый — увеличился.

Таблица 11

Изменение общего количества сахаров при хранении

Дата набл.	Схема	Содержание сахара на сухой вес (в процентах от исходного)		
		до хранения	после хранения	потери
7/XI—7/IV	О	63.4	44.2	19.2
	NPK	63.3	—	—
	N_2PK	65.6	46.0	19.6
	NP_2K	72.7	51.6	21.1
	NPK_2	71.3	52.6	18.7

Определение реакции клеточного сока, деятельности инулазы, анатомического строения корней и степени кутинизации в корнях, выращенных по различным минеральным фонам, пока не обнаруживает какой-либо строгой зависимости между устойчивостью корней и этими признаками, поэтому они подлежат дальнейшему детальному изучению. В заключение необходимо отметить, что результаты проведенных нами опытов являются предварительными, а все затронутые работой вопросы будут в дальнейшем тщательно изучаться в условиях песчаных культур.

Влияние микроэлементов на урожай и устойчивость цикория

Внесением бора и иода в вегетационные сосуды мы не добились высоких урожаев. Почти по всем дозам бора и иода урожай ниже, чем по NPK (табл. 12). Обычно трудно удается получить сильную реакцию растений при внесении бора, особенно на подзолистых почвах. Имеющиеся сводки по влиянию микроэлементов — бора и иода—на урожай растений на подзолистых почвах в большинстве случаев также не указывают на положительные результаты.

В наших опытах резко выражена роль бора и иода в устойчивости корней цикория при хранении. По одинарным дозам бора и иода, хотя большинство корней заразилось склеротинией, но грибница не мо-

Таблица 12

Влияние микроэлементов на урожай цикория

Схема	Дата уборки	Средний вес корня (в г)
Без микроэл. и удобр.	15/X	72.0
NPK	—	127.0
NPK + 1 доза бора	—	115.0
NPK + 3 дозы »	—	113.0
NPK + 1 доза иода	—	106.7
NPK + 3 дозы »	—	114.0

гла проникнуть глубоко в ткань корня. Например, корни, получившие одинарную дозу иода, все заразились, но жизнедеятельность грибницы была настолько слаба, что на 20-й день она охватила только 0.8 см на поверхности корня, в то время как по NPK и одинарной дозе иода 3 корня полностью были пронизаны мицелием гриба и приведены в состояние разложения (табл. 13).

Таблица 13

Влияние микроэлементов на устойчивость цикория

№	Схема	Общее количество корней (шт.)	Количество		Степень поражения (в см от длины корня)	Примечание
			здоровых	больных		
1	Без микроэлементов	8	7	1	На 3 см от хвостовой части	Корни убраны из сосудов 15/X, половинки после стерилизации заражены тотчас же. Из остальных же половинок извлечен сок для посева «дрожжей» расы «S». Учет больных корней произведен через 20 дней
2	Бора 1 доза	8	5	3	Все корни полностью охвачены грибницей	
3	» 3 дозы	8	6	2	0.6 см на месте нанесения грибницы	
4	Иода 1 доза	8	0	8	На месте нанесения грибницы 0.8 см	
5	» 3 дозы	8	7	1	На 8 см	

По тройной дозе бора и особенно иода сопротивляемость корней сильно возрастает, что удается вызвать испытанием дрожжевого теста (табл. 14).

Таблица 14

Влияние микроэлементов на развитие дрожжей

Количество дрожжевых клеток (в миллионах) в 1 мл среды

Соотношение сока и среды			Микроэлементы			Примечание
Hansen	сок	без бора и иода	бора 3 дозы	иода 1 доза	иода 3 дозы	
10.0	0	10.5	10.0	10.75	10.24	Учет дрожжевых клеток в камере Thoma после роста в течение 46 час.
7.5	2.5	38.0	25.0	20.75	9.5	
5.0	5.0	96.3	14.5	15.35	7.25	
0	10.0	28.8	9.5	9.75	4.75	

С увеличением концентрации сока количество дрожжей уменьшается.

Продолжение изучения влияния иода и бора на устойчивость цикория представляет огромный интерес, но проведение работы в этом направлении возможно лишь на различных почвенных разностях, ибо нельзя оторвать вопроса урожайности от вопроса устойчивости.

Выводы

1. Цикорий, независимо от условий выращивания и минерального фона, в период вегетации весьма устойчив.

2. По прекращении роста цикорий теряет устойчивость и подвержен заболеванию склеротинией.

3. Устойчивость цикория в период вегетации обусловливается физиологическим состоянием корневой системы и наличием антибиоса.

4. Цикорий быстро теряет свою устойчивость при уборке и дальнейшем хранении вследствие нарушения нормального хода физиологических процессов в корне и исчезновения антибиоса.

5. Внесение калия и фосфора обеспечивает сохранность корня в течение всего периода хранения, а азота — уменьшает. Устойчивость цикория по калийному фону позволяет вносить коррективы в план очередности реализации сырья при переработке.

6. В присутствии калия в корнях цикория повышается деятельность пероксидазы, уменьшается общая потеря в весе корней, в расходе сахара и сухих веществ. При хранении все эти изменения находятся в тесной связи с устойчивостью цикория.

Общее количество сахаров к концу хранения уменьшалось по всем фонам минерального удобрения, причем по увеличенной дозе калия потери сахара несколько ниже, чем по фосфору и азоту.

7. Внесение иода и бора под цикорий на подзолистой почве не дает положительных результатов в повышении урожая, но увеличивает сопротивляемость корней склеротинии при хранении.

Академия наук СССР.
Институт биохимии.

Поступило
15. VI. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Авдонин М., Цикорий, раздел «Удобрение», 1935.
[2] Белоусов М., Труды Всес. научно-иссл. ин-та свекловичного полеводства. 1936.
[3] Вавилов, Научные основы селекции, ч. 1-я, раздел «Учение об иммунитете растений», 1935.
[4] Доклады Академии Наук т. IV, № 8—9, 1934.
[5] Журбицкий З. И., Из результатов вегет. опытов и лабор. работ, под ред. акад. Прянишникова, т. XV.
[6] Каспарова С., Влияние минерального питания на лежкость цикория. Рукопись, сдана в печать в 1934/35 г., Всес. научно-иссл. ин-т сырья спиртовой пром-сти.
[7] Каспарова С., Цикорий, раздел «Болезни цикория», 1935.
[8] Оканенко, Наукові записки цукр. пром., т. XXII, вып. 3, 1931.
[9] Опарин А. И. и Куплянская О., Иммунитет корня сахарной свеклы. Проблема иммунитета культурных растений, 1936.
[10] Рубин Б., Изв. Ак. Наук, серия биологич., № 4, 1936.
[11] Сергеев Л. В., Труды прикл. бот. и сел., XXV, 1931 (по его работе цитирую Bertrand).
[12] Смирнов А. И., Труды Ин-та табаководства, вып. 79, Краснодар.
[13] Солунская Н., Научные записки по сах. пром-сти, № 8 и 10.

[14] Топеха Е., Эксперимент. раб. энзиметрич. лабор. отдела биохимии ВИР, серия 14 1936.
[15] Трупп В., Труды лабор. агрохимии и биохимии овощей, ВНИОХ, стр. 121, 1936.
[16] Укродыга Ф. Е., Онищенко И. К., Олекмюк А., Научные записки по сах. пром-сти, вып. 6, 1934.
[17] Щербаков А., Физиологическая роль калия в растении и его участие и углеводном обмене, рукопись-диссертация, Ин-т удобрения, 1936.
[18] Aamodth O. S., Canadian Journal of Research, v. 5, 501—588, 1931.
[19] Bewley W., Diseases of Glashouse Plants, London, 1923.
[20] Biechy, Fermentforschung, Bd. 8, 1926.
[21] Boning, Biochem. Ztschr., Bd. 270, 1934.
[22] Fuchs, Planta, Bd. 34, H. 4, 1935.
[23] Gassner und Goeze, Ztschr. für Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde, Bd. 36, S. 61, 1934.
[24] Hargae M., Plant Physiology, № 1, 1932.
[25] Hart H., J. of Agricultural Research, v. 39, 1929.
[26] Klinkowski, Die Ernährung der Pflanze, Bd. 31, H. 2, 1936.
[27] Klinkowski, Arb. aus d. biolog. Reichsanst. für Land- und Forstwirtschaft., Bd. 20, H. I, 1932.
[28] Larmer, Keeping quality sugar beets as influenced by growth and nutritional factors. J. of Agric. Res., 1937.
[29] Müller A., Die innere Therapie der Pflanzen. Berlin. P. Parey, 1926.
[30] Stakman E., Kais. Akad. d. Naturwiss. in Halle, Bd. 4, S. 263—289, 1927.

S. A. KASPAROVA. ON THE RÔLE OF CERTAIN ELEMENTS OF MINERAL NUTRITION IN DETERMINING THE PRESERVATION CAPACITY OF CHICORY IN STORAGE

SUMMARY

Our studies in chicory culture have clearly shown that chicory is one of the cultures exhibiting under the conditions of cultivation that prevail in the USSR high powers of resistance against micro-organisms. However in places where chicory is constantly stored on factory stock, the chicory roots lose their powers of resistance within a very short time. This results in a loss of roots amounting to as much as 40—50%, and in some cases even mor than that. The chief agent of the decay of chicory is *Sclerotinia* Lib. (sin. *Sclerotiorum*). The authors attempts at protection of the root on stock by transitory treatment with desinfectants such as formalin, chlorpicrial lime etc., failed to insure complete integrity of the roots. The low resistance of chicory against micro-organisms compelled us to study the factors connected with the preservation capacity of the roots. The persistence of the natural preservation capacity of chicory is chiefly determined by certain conditions of mineral nutrition, by the author previously established.

In the present our attention has been chiefly concentrated on the study of the mineral nutrition of chicory in connection with the physiological changes of the root in storage and its preservation capacity. Experiments were carried out in vegetation vessels on soil cultures with various proportions of potassium, phosphorus, nitrogen, iodine and boron. Roots were infected with a pure culture of *Sclerotinia* Lib. (sin. *Sclerot.*) at different stages of the vegetation period at the moment of their formation, before being taken from the vessels, during the harvest after having been dug out and finally, while on stock throughout the winter season. Assuming that the preservation capacity of roots is determined by the presence of a special substance, or «antibios» (a provisory name given by prof. Oparin) the author obtained the juice from the roots, extracting it under sterile conditions and used it for experiments on the vitality of the yeast race «S». The

rate of development of the yeast cells has been established by counting them in a Thoma chamber 46 hours after they were sown in Hansen's medium with an addition of chicory juice. The physiological characters studied in order to define the state of the roots arriving for storage or stored during the winter season are as follows: catalase, peroxidase and enulase, the total sugar content, the total nitrogen, dry matter. Roots removed from the soil were cut into four quarters. One quarter was kept to be infected in jars of the Oparin system, another was used for chemical analysis, from the third quarter juice was extracted for the yeast test and the fourth was left for the study of cutinised cell rows. In prolonged storage roots were kept intact, as the surface of cut roots becomes rapidly covered by callus, which favours the formation of new sprints and disturbs the course of the physiological processes in the root while on stock. Our experimental work enables us to note the following characteristic properties of chicory: chicory loses its preservation capacity when growth has stopped, irrespective of the conditions of growing, and becomes subject to infection by *Sclerotinia*. The resistance of chicory in the period of vegetation is due to the physiological condition of the root system and to the presence of «antibios».

Chicory rapidly loses its powers of resistance after harvesting and during subsequent storage owing to the disturbance of the normal coarse of physiological processes in the root and to the disappearance of «antibios».

The introduction of potassium and phosphorus secures the stability of the root during the whole period of storage while nitrogen decreases it. The powers of resistance of chicory grown on potassium enable us to make corrections when planning the sequence for the disposal of raw material at the factory.

When potassium is present peroxidase activity is increased in the roots of chicory, whereas the total loss in weight of the roots and the expenditure of sugars and dry malthose decrease. All these changes during storage are closely connected with the infection resistance of chicory.

Towards the end of storage the total amount of sugars decreased irrespective of the type of mineral fertilizers employed. With an increa sed supply of potassium the fall in sugar contents rather smaller, than both phosphorus and nitrogen.

The introduction of iodine and boron under chicory in «podzol» soil does not give any favourable effect in increasing the crop; however it increases the powers of resistance of roots against *Sclerotinia* in storage.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

С. Я. КРАЕВОЙ

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ, НАБЛЮДАЕМЫХ ПРИ СКРЕЩИВАНИИ РАСТЕНИЙ

(Предварительное сообщение)

(*Представлено академиком* Н. И. Вавиловым)

Автор, на основании своих экспериментальных данных с *Hordeum* и *Capsicum* и литературных данных других исследователей, показал, что при скрещиваниях контрастных по размерам растений, начиная с первого поколения, в абсолютном большинстве случаев наблюдается явление доминирования более крупных форм над мелкими, затрагивая нередко всю конституцию растений. Автором установлено, что такая закономерность может быть замечена даже на гибридных семенах. Установлено также, из каких географических районов нужно подбирать родительские пары, чтобы получить эффект доминирования хозяйственно-полезных признаков. Кроме того, очень кратко обсуждается вопрос доминантности в отношении ее теоретической и практической значимости.

В 1936 г. нами было проведено большое число скрещиваний различных культурных ячменей. Скрещивания проводились с целью изучения наследования количественных признаков [1], имеющих первостепенную важность в деле поднятия урожайности данной культуры путем выведения новых более продуктивных сортов. Поскольку была поставлена такая задача, нам пришлось взять такие признаки, как длина колоса, размер зерна (длина, толщина), число колосков в колосе; кроме того, было взято много пар, контрастных по длине стебля (высота растений).

При этом был принят во внимание и географический принцип размещения по земному шару различных форм ячменя, т. е. подбирались пары из различных географических пунктов земного шара на фоне их важнейших количественных признаков (эколого-географические типы).

Осенью 1936 г. при обмолоте гибридных растений мы натолкнулись на следующее интересное явление: во всех комбинациях контрастных по размерам семян гибридные семена получались не меньше семян крупносемянного родителя; кроме того, нередко наблюдался по размерам семян «гетерозис».

Чтобы не быть голословными, приведем некоторые примеры. В качестве материнской формы был взят *H. sativum* var. *nutans*

[1] Считаем необходимым отметить, что изолированно количественные признаки от качественных не существуют. В данной работе мы их вычленяем лишь для облегчения анализа по доминированию.

Schübl., 1012/0127 из Канады (его семена представлены на фиг. 1, первый ряд снизу), *H. sativum* var. *nutans* Schübl., 7710 — в качестве отцовской формы из Малой Азии (его семена представлены на фиг. 1, первый ряд сверху). В результате этого скрещивания получены семена (фиг. 1, средний ряд), которые по своим размерам превосходят даже более крупные семена материнской формы, не говоря уже о мелкосемянной отцовской форме, т. е. наблюдено явление «гетерозиса» в гибридных семенах F_0 *[1].

Фиг. 1

Скрещивание географически отдаленных контрастных по размерам семян ячменя: крупные семена *Hordeum sativum* var. *nutans* Schübl., 1012/0127 (Канада) — первый ряд снизу, более мелкие семена *H. sativum* var. *nutans* Schübl., 7710 (М. Азия) — первый ряд сверху, гибридные семена (F_0) от скрещивания ♀ *H.* var. *nutans*, 1012/0127 на ♂ *H.* var. *nutans*, 7710 — средний ряд. Доминирует более крупный размер семян над мелкими, кроме того заметен «гетерозис»

На фиг. 2а представлены семена родительских форм и гибридные семена F_0. В эту комбинацию вошли следующие разновидности: а) сравнительно крупносемянный (первый ряд сверху) *Hordeum sativum* var. *pallidum* Sér., 8701 из Абиссинии (мать) и б) более мелкосемянный (первый ряд снизу) *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 11640 из Алжира (отец). На фиг. 2а (средний ряд) представлены гибридные семена (F_0), полученные от скрещивания вышеприведенных двух разновидностей. Довольно ясно видно, что доминирует более крупносемянная материнская форма («ксении»).

На фиг. 2б показаны семена двух родительских форм и гибридные семена (F_0), полученные от скрещивания этих родительских форм. Составными компонентами в скрещивание вошли следующие разновидности: а) довольно крупносемянная материнская форма *H. sativum* var. *brachyatherum* Körn., 625/0392 из Китая (первый ряд сверху), б) мелкосемянная отцовская форма *H. sativum* var. *breviseta* R. Reg., 11174 из Японии (первый ряд снизу).

В результате сочетания двух вышеприведенных разновидностей получены гибридные семена (фиг. 2б, средний ряд), которые явно превосходят по своим размерам семена обеих родительских форм («гетерозис»).

На фиг. 3 представлены семена одной и той же разновидности ячменя, но из двух разных географических пунктов земного шара и гибридные семена, полученные от скрещивания между собою следующих географических форм: а) *H. sativum* var. *nutans* Schübl., 8048 из Палестины со сравнительно длинными семенами в качестве материнской формы (первый ряд сверху), б) отцовская форма со сравнительно короткими семенами *H. sativum* var. *nutans* Schübl., 734/0143 из Еревана (первый ряд снизу). Средний ряд представляет собой гибридные семена (F_0), полученные от скрещивания указанных двух форм. Можно сказать, что более длинносемянный материнский

*[1] Под F_0 мы понимаем в данном случае семена, полученные на материнской форме в результате ее опыления отцовской формой.

тип «доминирует» над мелкосемянным, что хорошо видно на фото. Кроме того, здесь в незначительной степени наблюдается даже «гетерозис».

Нужно отметить, что при скрещиваниях во всех случаях, где в качестве родителей были формы, которые характеризуются контрастными размерами семян, наблюдалась одна и та же вышеотмеченная закономерность: доминирует крупный размер семян и нередко наблюдается гетерозис[1].

Эта закономерность сама по себе как будто не представляет сколько-нибудь значительного интереса, но дальнейшие наблюдения за растениями, выращенными из таких семян, показали, что имеется определенная связь между доминированием крупносемянных форм, гетерозисом по размерам семян и дальнейшим развитием из этих семян растений. В чем эта связь проявляется? Она проявляется в том, что из гибридных семян (F_0), у которых обнаружен гетерозис, вырастают растения, которые также оказываются гетерозисными по мощности развития и росту. Иначе говоря, мы имеем интересную связь явлений морфологического порядка в гаметофите и развивающемся из него спорофите, которая дает возможность по степени развития гаметофита (семена F_0) определенно предвидеть, какое потомство даст этот гаметофит или же в каком направлении в количественном отношении пойдет развитие спорофита (вегетативной части растений) и его репродуктивной части, в данном случае семян, что нас в наибольшей мере интересует, поскольку от этого зависит размер урожая.

а б

Фиг. 2

Скрещивание географически отдаленных контрастных по размерам семян ячменей: а) сравнительно крупные семена *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 8701 (Абиссиния) — первый ряд сверху, мелкие семена *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 11640 (Алжир) — первый ряд снизу, гибридные семена (F_0) от скрещивания ♀ *H.* var. *pallidum* 8701 (Абиссиния) на ♂ *H.* var. *pallidum* 11640 (Алжир)—средний ряд. Превалирует крупный размер семян. б) Довольно крупные семена *H. sativum* var. *brachyatherum* Körn., 625/0392 (Китай) — первый ряд сверху, мелкие семена *H. sativum* var. *brevisetum* R. Reg., 11174 (Япония) — первый ряд снизу, гибридные семена (F_0) от скрещивания ♀ *H.* var. *brachyatherum* 625/0392 (Китай) на ♂ *H.* var. *brevisetum* 11174 (Япония) — средний ряд. Наблюдается явное превалирование крупных семян над мелкими и кроме того явный «гетерозис»

Приведем пример такой связи. На фиг. 4б представлено первое поколение (F_1), выращенное из гетерозисных семян (фиг. 1, средний ряд), полученных от скрещивания ♀ *Hordeum sativum* var. *nutans* Schübl., 1012/0127 из Канады на ♂ *H. sativum* var. *nutans* Schübl., 7710 из Малой Азии. Рядом с первым поколением находятся (справа и слева, фиг. 4а и 4в) родительские формы. На фото видно, что гибридная форма гораздо более развита (гетерозис) и начала выбрасывать колос, в то время как родительские формы начали образовывать только трубку. Для иллюстрации вышесказанного мы привели

[1] Опыты проводились в Москве. Колосья кастрировались без разреживания колосков, после чего одевались на них пергаментные изоляторы 2 см в диаметре. Завязывание семян было от 50 до 80%. Изоляторы не снимались до полного вызревания.

только один пример связи гетерозиса семян в F_0 с гетерозисом развивающихся из этих семян растений в F_1. Этот пример не единичный, у нас таких примеров, как это увидим дальше, имеется несколько. Какое может иметь значение такая связь для растениевода, в частности для селекционера? На это можно ответить одним словом: предвидение или прогноз. Что же мы можем предвидеть? Из сказанного уже выше можно сделать заключение, что по гибридным семенам, полученным на материнском растении, в том же году (год скрещивания) после созревания семян можно сказать, как будет развиваться из этих семян растение в отношении его мощности в следующем году. Селекционер, имея такой показатель, может заранее браковать свои комбинации с точки зрения мощности их развития.

Фиг. 3

Скрещивание географически отдаленных контрастных по длине семян ячменей: сравнительно длинные семена *H. sativum* var. *nutans* Schübl., 8048 (Палестина) — первый ряд сверху, короткие семена *H. sativum* var. *nutans* Schübl., 734/0143 (Ереван) — первый ряд снизу, гибридные семена (F_0) от скрещивания ♀ *H.* var. *nutans* 8048 (Палестина) на ♂ *H.* var. *nutans* 734/0143 (Ереван) — средний ряд. Заметно явное превалирование длинных зерен над короткими

Дальше переходим к рассмотрению вопроса доминирования высоты растений в первом поколении у ячменей (*Hordeum*) и перца (*Capsicum*).

Нами было проведено большое число скрещиваний (см. табл. 1) различных географически отдаленных разновидностей ячменя (экотипы) с целью выявления и установления основных закономерностей наследования, главным образом количественных признаков.

Мы придерживались в основном следующего принципа при подборе пар: брали одну и ту же разновидность (а иногда и разные) ячменя, но из разных географических пунктов земного шара и с разными количественными контрастными показателями. Например, один вариант определенной разновидности из определенного географического пункта представляет собой высокорослое растение с длинным колосом, крупными семенами и т. д., другой вариант той же разновидности из другого определенного географического пункта представляет собой низкорослое растение с коротким колосом, мелкими семенами и т. д.

При просмотре первого поколения нам бросилась в глаза определенная закономерность, которая сводится к тому, что в первом поколении, как правило, доминируют более высокорослые формы (см. табл. 1). При этом нужно отметить, что это доминирование начинает быть заметным даже на стадии 2—3-недельных проростов и постепенно увеличивается с дальнейшим ростом и развитием растений.

Приведем несколько примеров доминирования более высокорослых форм над низкорослыми.

На фиг. 5 представлено скрещивание двух географически отдаленных вариантов одной и той же разновидности ячменя, различающихся между собою главным образом по длине стебля: а) слева материнская форма *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 8926 из Австрии,

б) справа отцовская форма *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 7681 из Туниса, в) в центре первое поколение от скрещивания двух предыдущих форм. На фото видно, что первое поколение превосходит по высоте растений обе родительские формы (гетерозис); кроме того, гибридные растения гораздо более развиты, чем родительские формы. Таким образом две географически различные формы одной и той же разновидности, но не в значительной мере различающиеся между собою по росту, дают при скрещивании довольно значительный гетерозис, причем нужно отметить, что различие этих форм широтное, а не долготное, т. е. одна форма южная, другая более северная.

На фиг. 6 показан результат скрещивания двух географически отдаленных вариантов одной и той же разновидности ячменя, которые

а б в

Фиг. 4

Скрещивание географически отдаленных контрастных по размерам семян ячменя (заснято перед колошением): а) *H. sativum* var. *nutans* Schübl., 1012/0127 (Канада), б) *H. sativum* var. *n tans* Schübl., 7710 (М. Азия), в) первое поколение от скрещивания ♀ *H.* var. *nutans* 1012/0127 (Канада) на ♂ *H.* var. *nutans* 7710 (М. Азия). Заметен довольно сильный «гетерозис» (ср. с фиг. 1)

довольно значительно различаются между собою по высоте растений. Слева — короткостебельная материнская форма *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 7722 из Малой Азии, справа — отцовская более высокорослая форма *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 11640, которая происходит из Алжира. В центре — первое поколение, полученное от скрещивания только что упомянутых двух форм. Растения первого поколения по высоте доравниваются таковым отцовской высокорослой формы, т. е. отцовская высокорослая форма доминирует над низкорослой материнской формой. Из этих сопоставлений видно, что два варианта одной и той же разновидности из разных географических точек земного шара со значительным долготным различием и со значительной разницей по высоте растений при скрещивании не дают гетерозисного первого поколения, а проявляют только доминирование более высокорослой формы.

На фиг. 7 представлен результат скрещивания двух вариантов из различных географических пунктов СССР одной и той же разновидности, но очень различающихся между собой по высоте растений. Слева — материнская более высокорослая форма *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 3828 из Закаспийской области, справа — отцовская более низкорослая форма *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 13046 из окрестностей Армавира. В центре — первое поколение, полученное от скрещивания вышеотмеченных двух вариантов разновидности *Pallidum*. Первое поколение по своим размерам и мощности развития является таким же, как и более высокорослая и более мощно развитая материнская форма. В географическом отношении вышеотмеченные родительские пары имеют небольшое долготное различие. По этой комбинации можно сделать такое заключение: скрещивание двух вариантов одной и той же разновидности; которые имеют между собой небольшое широтное различие и большое различие по высоте растений, дает первое поколение, в котором доминирует более высокорослый вариант, гетерозиса не проявляется. Значит, эта комбинация похожа на предыдущую, и обе они могут быть отнесены к одной группе.

Фиг. 5

Скрещивание географически отдаленных разновидностей ячменей, в незначительной степени контрастных по длине стебля: материнская форма *Hordeum sativum* var. *pallidum* Sér., 8926 (Австрия), у которой стебли немного короче другой отцовской формы, — слева; отцовская форма *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 7681 (Тунис), у которой стебли немного длиннее, чем у материнской формы, — справа; первое поколение (F_1) от скрещивания вышеуказанных форм, — в центре. Заметно не только доминирование более высокой ростом формы, но даже «гетерозис»

Приведем еще один пример скрещивания географически отдаленных разновидностей ячменей, которые являются очень контрастными по высоте растений. На фиг. 8 представлены родительские формы и полученное от их прямого и обратного скрещивания первое поколение. Слева (первый снопик) представлена материнская очень короткостебельная разновидность *H. sativum* var. *Dundar beyi* Zhuk., 9223 из Китая. Справа (первый снопик) представлена отцовская довольно длинностебельная разновидность *H. sativum* var. *medicum* Körn., 046 из Одессы. Слева (второй снопик) — первое поколение, полученное от скрещивания двух вышеприведенных разновидностей. Первое поколение по росту оказалось таким же, как и отцовская высокорослая форма, т. е. последняя доминирует. Второй снопик справа представляет собой первое поколение от обратного скрещивания тех же разновидностей, т. е. ♀ *H. sativum* var. *medicum* × × ♂ *H. sativum* var. *Dundar beyi*. Растения этой гибридной формы

чуть ниже ростом материнской высокорослой формы, но все-таки здесь можно сказать, что доминирует более высокорослая материнская форма.

Эти комбинации (прямое и обратное скрещивание) отличаются от предыдущих тем, что там скрещивались между собою различные географические варианты одной и той же разновидности, в то время как здесь скрещивались две разных разновидности из разных географических районов. Различие между ними долготное и довольно большое (юг СССР, Китай), широтное же различие между ними совсем незначительное.

Из этих двух скрещиваний (прямое и обратное) видно, что наметившаяся правильность в предыдущих комбинациях в отношении доминирования высокорослых типов над низкорослыми распространяется не только на внутриразновидностные скрещивания, но и на межразновидностные скрещивания.

Приведенные примеры являются не единичными, у нас имеется в проработке такого типа 24 пары, т. е. в 24 комбинациях, родители которых контрастны по высоте растений, независимо от их географического происхождения, наблюдалось доминирование высокорослых типов над низкорослыми (табл. 1).

Фиг. 6

Скрещивание географически отдаленных разновидностей ячменя, которые в большей степени контрастны по длине стебля, чем на фиг. 5: материнская форма *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 772 (М. Азия), у которой стебли значительно короче, чем у отцовской формы, — слева; отцовская форма *H. sativum* var. *pallidum*, 11640 (Алжир), у которой стебли гораздо длиннее, чем у материнской формы, — справа; первое поколение, полученное от скрещивания вышеуказанных форм, — в центре. Доминирует более высокорослая отцовская форма

Просматривая наши комбинации с точки зрения проявления у них гетерозиса, мы обнаружили интересное явление (табл. 1) или, вернее, закономерность, которая сводится к следующему: гетерозис проявляется у тех комбинаций, которые в качестве родительских пар имеют варианты (или биотипы) одной и той же разновидности из разных географических точек земного шара, причем имеющие довольно значительное широтное различие. Гетерозис не проявляется у тех комбинаций, которые в качестве родительских пар имеют варианты (или биотипы) одной и той же разновидности или же разные разновидности, что все равно, но не имеющие никакой широтной разницы или же эта разница является совсем незначительной. К комбинациям, проявляющим гетерозис, в табл. 1 относятся № 1, 5, 10, 11, 15, 20, 22, к не проявляю-

Таблица 1

Скрещивание различных географически отдаленных форм ячменей

№ п/п.	Материнские формы (♀)	Отцовские формы (♂)	Характеристика F_1 в отношении доминирования высоты растений
1	*Hordeum sativum* var. *pallidum* Sér., 8926 (Австрия)	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 7681 (Тунис)	Доминирует отцовская более высокорослая форма. Наблюдается гетерозис
2	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 7722 (Малая Азия)	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 11640 (Алжир)	Доминирует отцовская более высокорослая форма
3	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 3828 (Закаспийская обл.)	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 13046 (Армавир)	Доминирует высокорослая материнская форма
4	*H. sativum* var. *Dundar beyi* Zhuk., 9223 (Китай)	*H. sativum* var. *medicum* Körn., 046 (Одесса)	В прямом и обратном скрещиваниях доминирует высокорослая форма 046
5	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 1012/0127 (Канада)	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 7710 (Малая Азия)	Доминирует более высокорослая материнская форма
6	*H. sativum* var. *brachyatherum* Körn., 625/0392 (Китай)	*H. sativum* var. *brevisetum* R. Reg., 11174 (Япония)	Доминирует отцовская более высокорослая форма
7	*H. sativum* var. *ricotense* R. Reg., 3309 (Сев. Америка)	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 7555 (Алжир)	Доминирует отцовская более высокорослая форма
8	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 3233 (Абиссиния)	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 7547 (Марокко)	Доминирует более высокорослая материнская форма
9	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 13922 (Малая Азия)	*H. sativum* var. *brevisetum* R. Reg., 11174 (Япония)	Доминирует целиком конституция материнской более высокорослой формы
10	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 6614 (Армения)	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 8084 (Палестина)	Доминирует материнский более высокорослый тип. Наблюдается гетерозис
11	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 8084 (Палестина)	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 734/0143 (Ереван)	Доминирует более высокорослая отцовская форма. Наблюдается гетерозис
12	*H. sativum* var. *medicum* Körn., 11848 (Одесса)	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 10220 (Босния, Югославия)	Доминирует конституционный тип материнской более высокорослой формы
13	*H. sativum* var. *erectum* Schübl., 1010/0136 (Канада)	*H. sativum* var. *persicum* Körn., 9022 (Малая Азия, Амассия)	Доминирует более высокорослая материнская форма
14	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 850/0114 (Тифлис)	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 5229 (Афганистан)	Доминирует целиком конституционный тип более высокорослой материнской формы

(Продолжение табл. 1)

№ п/п.	Материнские формы (♀)	Отцовские формы (♂)	Характеристика F_1 в отношении доминирования высоты растений
15	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 9176 (Греция)	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 2013/099 (Калужский)	Доминирует более высокорослая материнская форма. Наблюдается гетерозис
16	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 490/072 (Франция)	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 850/0114 (Тифлис)	Доминирует целиком материнская более высокорослая форма
17	*H. sativum* var. *persidum* Körn., 9022 (Малая Азия, Амассия)	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 13328 (Днепропетровск)	Доминирует отцовская значительно более высокорослая форма
18	*H. sativum* var. *erectum* Schübl., 8802 (Англия)	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 1012/0127 (Канада)	Доминирует отцовская форма, которая обладает гораздо более длинными стеблями, чем материнская форма
19	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 0353/133 (Одесса)	*H. sativum* var. *medicum* Körn., 026 (Одесса)	Доминирует материнская форма, которая по длине стебля превосходит отцовскую форму чуть ли не в 2 раза
20	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 490/072 (Франция)	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 5929 (Афганистан)	Целиком доминирует конституционный тип материнской гораздо более высокорослой формы. Наблюдается гетерозис
21	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 04 (Одесской селекции)	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 2013/099 (Калужский)	Доминирует материнская более высокорослая форма
22	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 1005 (Канада)	*H. sativum* var. *nutans* Schübl., 7710 (Малая Азия)	Очень контрастная по росту пара. Доминирует более высокорослая материнская форма. Наблюдается гетерозис
23	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 4995 (Приморская обл.)	*H. sativum* var. *pyramidatum* Körn., 6790 (Персия)	Очень большая разница по длине стебля. Доминирует материнская более высокорослая форма
24	*H. sativum* var. *pallidum* Sér., 13068 (Кубанский)	*H. sativum* var. *revelatum* Körn., 3414 (Япония)	Доминирует материнская более высокорослая форма

щим гетерозиса — остальные номера. Рассматривать всех комбинаций не будем, но отметим, что комбинации, которые дают первое поколение негетерозисное, имеют в качестве своих родителей пары, которые различаются между собою только по географической долготе или же имеют совсем незначительную разницу по широте. Таким образом, как это видно из всего вышеприведенного, главным решающим фактором того, будет ли проявляться гетерозис при скрещивании определенных пар, или не будет, является как будто бы географическая широта пункта земного шара, из которого про-

исходят родительские формы[1]. Иначе говоря, мы имеем здесь дело с различной длиной дня, в условиях которого происходил естественный отбор форм, которые мы скрещивали, и возможно, что большую роль в проявлении гетерозиса играет различие родительских форм и в длине их «рабочего» дня (фотосинтез). Вероятно, мы имеем в данном случае сложение путем гибридизации двух свойств разных растений, возникших путем естественного отбора в совершенно разных условиях и имеющих разные амплитуды приспособления, и такое сложение путем гибридизации этих двух амплитуд приспособления дает расширенное основание, на котором амплитуда приспособления расширяется и гибридное растение становится способным гораздо шире использовать имеющиеся в наличии возможности.

Фиг. 7

Скрещивание географически отдаленных разновидностей ячменя, которые имеют значительную разницу по длине стебля: материнская форма *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 3828 (Закаспийская обл.), которая имеет довольно длинные стебли, — слева; отцовская форма *H. sativum* var. *pallidum* Sér., 13046 (Армавир), у которой стебли гораздо короче, чем у материнской формы, — справа; первое поколение, полученное от скрещивания указанных форм, — в центре. Доминирует материнская форма с более длинным стеблем

Решающую роль в нашем представлении здесь играет способность растений в той или иной мере ассимилировать пищу из почвы, а также из воздуха. К более глубоким причинам гетерозиса мы здесь не будем подходить, так как наш материал находится еще только в начальной стадии проработки и не позволяет этого делать.

Кроме всего вышесказанного нужно отметить, что такое доминирование интересно еще и тем, что в абсолютном большинстве случаев доминирующие высокорослые формы имеют более длинный колос, более крупное зерно, и эти количественные важные признаки также доминируют на фоне доминирования общей конституции растения над более мелкозерными формами, обладающими коротким колосом. Такая связь является очень важной в селекционной работе. Этих правильностей мы не абсолютизируем, в них, как и в других многих правильностях, бывают и исключения[2].

---

[1] Но известно немало случаев, когда гетерозис проявляется и независимо от географических различий в происхождении компонентов, входящих в скрещивание, например, скрещивание инцухтированных форм растений и др. Так что будет более верным, если скажем, что роль географических факторов при проявлении гетерозиса еще не ясна.

[2] Считаем необходимым отметить, что работа с одним и тем же материалом нами ведется кроме Москвы в Херсоне и Хибинах. Предварительные данные по доминированию различных признаков в этих разных пунктах показывают, что в абсолютном большинстве случаев одни и те же признаки ведут себя по разному

Теперь рассмотрим примеры доминирования высокорослых форм над низкорослыми у перца (*Capsicum*). На фиг. 9 представлено скрещивание карликового типа с высокорослой формой. В качестве материнской формы был взят *C. annuum* var. *agrestis* 231, довольно высокорослое растение (слева), в качестве отцовской формы была взята карликовая форма (справа) *C. annuum* var. *agrestis microcarpum* 721. В результате скрещивания этих двух форм получено первое поколение (в центре), которое по высоте растений превосходит не только низкорослую родительскую форму, но даже и высокорослого родителя, т. е. проявляется гетерозис.

Фиг. 8

Скрещивание географически разобщенных разновидностей ячменя, которые сильно контрастны между собой по длине стебля: материнская (отцовская) форма *H. sativum* var. *Dundar-beyi* Zhuk., 9231 (Китай), у которой стебли очень короткие, — слева; отцовская (материнская) форма *H. sativum* var. *medicum* Körn., 046 (Одесса), которая имеет стебли в два раза (если не больше) длиннее, чем у предыдущей формы, — справа; первое поколение (второй снопик слева направо), полученное от скрещивания ♀ *Dundar-beyi* на ♂ *Medicum*, 046; первое поколение (второй снопик справа налево), полученное от скрещивания ♀ *Medicum* на ♂ *Dundar-beyi*. В прямом и обратном скрещиваниях доминирует длинностебельная форма *Medicum* 046

На фиг. 10 представлено скрещивание одной родительской пары, партнеры которой в незначительной степени различаются по высоте растений. В качестве материнской формы был взят *C. annuum* var. *agrestis* 359, сравнительно низкорослый (слева), в качестве отцовской формы был взят *C. annuum* var. *cultis* 676, более высокорослый (справа), чем материнская форма. От скрещивания этих двух разновидностей получено первое поколение (в центре), которое по высоте растений равняется высокорослому родителю или немного его даже превосходит (слабый гетерозис). Эти примеры являются также не единичными, во всех комбинациях, родители которых различались между собою по высоте растений, всегда доминирует более высокорослый партнер (табл. 2).

Таким образом правило доминирования высокорослых форм, которое мы установили для ячменей, распространяется и на перцы.

Исходя из вышеприведенных данных, полученных при скрещивании различных ячменей и перцев, можно было бы предположить, что такое же явление доминирования более высокорослых форм над низкорослыми может распространяться и на многие другие расте-

---

т. е. доминантное или рецессивное состояние признака обусловлено условиями среды, в которой произрастает данный гибрид. Подробнее об этом будет сообщено в другом месте.

Таблица 2

Скрещизание контрастных по высоте растений перца (*Capsicum*)

№ п/п.	Материнские формы (♀)	Отцовские формы (♂)	Характеристика F_1 в отношении доминирования высоты растений
1	*C. annuum* var. *agrestis* 1050 (сравнительно низкорослый)	*C. annuum* var. *agrestis* 522 (более высокорослый)	Доминирует более высокорослый тип
2	*C. annuum* var. *agrestis* 93 (высокорослый)	*C. annuum* var. *cultis* 439 (низкорослый)	По высоте растений очень контрастная пара. Доминирует высокорослая форма
3	*C. annuum* var. *agrestis* 231 (сравнительно высокорослый)	*C. annuum* var. *agrestis* 721 (карлик в виде розетки)	Чрезвычайно контрастная по высоте растений пара. Доминирует высокорослый тип
4	*C. annuum* var *agrestis* 536 (сравнительно низкорослый)	*C. annuum* var. *cultis* 517 (сравнительно высокорослый)	По высоте растений контраст небольшой. Доминирует более высокорослая форма
5	*C. annuum* var. *agrestis* 359 (сравнительно низкорослая форма)	*C. annuum* var. *cultis* 676 (сравнительно высокорослая форма)	Значительно контрастная по высоте растений пара. Доминирует высокорослая форма

ния[1]. Такое предположение напрашивалось еще в 1936 г., когда мною были получены гибридные семена ячменей от скрещивания контрастных по размерам семян пар. Весной 1937 г. во время фено-

Фиг. 9

Скрещивание высокорослого и низкорослого (карликового) типов перца: материнская форма *Capsicum annuum* var. *agrestis*, 231 — слева, отцовская карликовая форма *C. annuum* var. *agrestis microcarpum*, 721 — справа, первое поколение от скрещивания вышеприведенных форм — в центре. В первом поколении доминирует более высокорослая форма, причем наблюдается даже «гетерозис»

[1] Академик Н. И. Вавилов в своем докладе на заседании Отделения математических и естественных наук Академии Наук СССР 26/XI 1937 г. «Закономерности в эволюции культурных растений» также пришел к выводу, что при скрещивании культурных растений, как правило, более крупные размеры доминируют над мелкими.

логических наблюдений за 2—3-недельными всходами гибридов ячменя (первое поколение) мною было замечено, что имеется определенная связь доминирования общего габитуса всходов с доминированием крупносемянных форм над мелкосемянными и что высокорослые формы определенно доминируют над низкорослыми. В этом же 1937 г. среди лета мною изучалось первое поколение различных гибридов перца (в Шунтуке) и было замечено, что высокорослые формы определенно доминируют над низкорослыми.

Фиг. 10

Скрещивание двух разновидностей перца, контрастных по высоте растений: материнская сравнительно низкорослая форма *C. annuum* var. *agrestis microcarpum*, 359 — слева, отцовская более высокорослая форма *C. annuum* var. *cultis*, 676 — справа, первое поколение — в центре. Доминирует более высокорослая форма

Все это заставило меня обратиться к литературным источникам по гибридизации различных растений, не найдется ли там подтверждения наметившейся в моих небольших работах закономерности. Собранная мною по этому поводу литература вполне подтверждает наметившуюся закономерность (табл. 3).

Табл. 3 построена следующим образом: в первой графе помещены номера по порядку, во второй графе — названия растений, в третьей графе с тремя подразделениями помещены отметки (знак плюс или минус) о характере доминирования того или другого признака. Подразделения графы третьей следующие: доминирует, промежуточный и рецессивный. Если при скрещивании, например, двух контрастных по высоте растений первое поколение получается промежуточным, то против графы «промежуточный» ставится знак плюс; так же мы поступали и со всеми остальными признаками. В четвертой графе помещены признаки, рассматриваемые тем или другим автором (в скобках стоит рецессивное состояние признака); в пятой графе помещены фамилии авторов (в скобках — цифровые показатели ссылок на литературу), которые установили доминантность, промежуточность или рецессивное состояние определенного признака.

Из табл. 3 видно, что очень многие растения следуют наметившемуся правилу доминирования высокорослых форм над низкорослыми. В этой таблице — наибольшее число случаев доминирования высокорослых форм над низкорослыми, довольно много примеров доминирования длинных колосьев над короткими, длинных зерен над короткими, крупных плодов над мелкими, крупных клубней над мелкими, крупных коробочек над мелкими, крупных цветков над мелкими, крупных листьев над мелкими и т. д. Во всей таблице имеется лишь несколько исключений. Эти данные свидетельствуют о том, что доминировать может не только более крупная конституция над мелкой, но и отдельные мелкие признаки или, вернее, части организма более крупные над мелкими, как то: листья, цветки,

Таблица 3

Закономерности, наблюдаемые при скрещивании различных растений

№ по порядку	Название растений	Характер доминирования в F_1			Признаки	Авторы
		дом.	промеж.	рецес.		
1	*Aegilops*	+	—	—	Длинный стебель (короткий)	Miczyński [105]
2	*Allium cepa* (лук) .	+	—	—	Длинные цветоносные стрелки (короткие)	Levan [108]
		+	—	—	Присутствие луковиц (отсутствие)	
3	*Andropogon Sorghum* (сорго)	+	—	—	Высокий рост (низкорослый)	Conner a. Karper [33]
		+	—	—	Широкие листья (узкие)	Vinall and Cron [175]
4	*Avena* (овес) . . .	+	—	—	Высокий рост (низкорослый)	Nilsson-Ehle [124], Surface [153, 154]
		+	—	—	Многостебельность (небольшое число стеблей)	Garber and Quisenberry [63], Garber and Colleg [62]
		—	+	—	Длинное зерно [1] (короткое зерно)	Quisenberry [129]
5	*Beta vulgaris* (свекла)	+	—	—	Крупный корнеплод (мелкий)	Kajanus [90, 91, 92]
		+	—	—	Крупные листья (мелкие)	Dudok van Heel [46]
6	*Brassica oleracea* (капуста)	+	—	—	Высокий рост (низкорослый)	Kristofferson [100], Pease [127]
		+	—	—	Толстые листья (тонкие)	Allgayer [2]
		—	+	—	Широкие [2] листья (узкие л.)	Sutton [152]
		+	—	—	Большое количество боковых отпрысков (малое к. б. о.)	Tschermak [160]
7	*Camelina sativa* (рыжик)	+	—	—	Высокий рост (низкорослый) Крупные плоды (мелкие)	Tedin [156, 157]
8	*Campanula persicifolia* (колокольчик)	+	—	—	Высокий рост (низкорослый)	Bateson [11]
		+	—	—	Нормальный рост (карлик)	Gairdner [68]

[1] От скрещивания длинное зерно × короткое зерно в F_1 получается промежуточной длины зерно, но с тенденцией к более длинному зерну.

[2] От скрещивания широких листьев × узкие получаются растения с промежуточными листьями, но с тенденцией к широким.

Таблица 3 (продолжение)

№ по порядку	Название растений	Характер доминирования в F_1			Признаки	Авторы
		дом.	промеж.	рецес.		
9	*Canavalia ensiformis*	+	—	—	Высокий рост (низкорослый)	Lock [111]
10	*Canna indica* × *Canna glauca*	+	—	—	Большое число тычинок (мал. ч.)	Honing [82, 83]
		+	—	—	Длинные тычинки (короткие)	
		+	—	—	Длинные листья (короткие)	
		+	—	—	Широкие листья (узкие л.)	
11	*Cannabis sativa* (конопля)	+	—	—	Высокий рост (низкий р.)	Гречухин [69]
12	*Capsella* (пастушья сумка)	+	—	—	Крупные стручечки (мелкие с.)	Shull [145, 146, 147, 148]
13	*Capsicum annuum* (перец)	+	—	—	Высокий рост (низкий р.)	
		+	—	—	Крупные листья (мелкие л.)	
14	*Chelidonium majus* (чистотел)	+	—	—	Крупные листья (большая площадь ассимиляции)	Heiland a. Uittien [80], De Vries [43, 44, 45]
15	*Collinsia tinctoria* (коллинзия)	+	—	—	Максимальная концентрация пятен на венчике (отсутствие пятен)	Rasmuson [131]
16	*Crepis capillaris* (скерда)	+	—	—	Высокий рост (низкий р.)	Babcock and Collins [4]
		+	—	—	Длинные листья (короткие)	Rau [134]
		+	—	—	Крупные корзинки (мелкие)	
17	*Cucumis melo* (дыни)	+	—	—	Крупные плоды (мелкие)	Lumsden [113]
		+	—	—	Крупные семена (мелкие)	
18	*Cucumis sativus* (огурцы)	+	—	—	Крупные плоды (мелкие)	Hayes and Garber [79]
19	*Cucurbita pepo* (тыква)	+	—	—	Крупный плод (мелкий)	Sinnot a. Durham [143]
20	*Delphinium orientale* (живокость)	+	—	—	Высокий рост (низкий)	Beckman [15]
21	*Dianthus barbatus* (гвоздика)	+	—	—	Крупный рост (мелкий)	Lilienfeldówna [106, 107]

Таблица 3 (продолжение)

№ по порядку	Название растений	Характер доминирования в F_1			Признаки	Авторы
		дом.	промеж.	рецес.		
22	*Dolichos lablab* . .	+	—	—	Высокий рост (низкий)	Harland (70)
23	*Fagopyrum esculentum* (гречиха)	+	—	—	Нормальная высота растения (в противоположность карликам)	Эгиз (49)
24	*Fragaria* (земляника)	+	—	—	Длинные побеги (короткие)	Richardson (135, 136), East (60)
25	*Geum urbane* × *G. rivale* (гравилат)	+	—	—	Длинные стебли (короткие)	Rosén (136)
		+	—	—	Крупные прилистники (мелкие)	Weiss and Rosén (181)
26	*Glycine Soja* (соя) .	+	—	—	Длинные стебли (короткие)	Woodworth (184), Owen (125)
		+	—	—	Нормальная высота растения (противоположность—карлик)	Stewart (149)
		+	—	—	Большое число листьев (малое число)	Nagai (126)
27	*Gossypium* (хлопчатник)	+	—	—	Длинный стебель (короткий)	Balls (8)
		+	—	—	Длинное волокно (короткое)	Balls (5, 6, 7, 8), Cook (36), Fletcher (57), Fyson (61), Thadani (159)
		+	—	—	Длинные лепестки (короткие)	Balls (8)
		+	—	—	Длинные тычинки и столбик пестика (короткие)	McLendon (118)
		+	—	—	Тяжеловесные семена (легковесные)	
		+	—	—	Большее число плодолистиков (меньшее число)	Balls (7, 8)
		+	—	—	Нормальный рост (карлик)	Harland (75)
28	*Helianthus annuus* (подсолнечник)	+	—	—	Большое число стеблей (ветвистость) — одностебельный тип	Shull (140)
29	*Helianthus annuus* × × *H. tuberosum*	+	—	—	Высокорослый (низкий)	Щибря (неопубл. данные)
30	*Hordeum* (ячмень) .	+	—	—	Длинные стебли (короткие)	Ubish (170), Neatby (121, 122)
		+	—	—	Нормальная высота растений (карлики)	Vestergaard (173), Harlen and Pope (77)
		+	—	—	Длинные листья (короткие листья)	Miyazawa (119)
		+	—	—	Длинные ости (короткие ости)	Ikeno (86, 87)

Таблица 3 (продолжение)

№ по порядку	Название растений	Характер доминирования в F_1			Признаки	Авторы
		дом.	промеж.	рецес.		
		+	—	—	Длинная цветковая чешуя (короткая)	Neatby (121, 122)
31	*Impatiens* (недотрога, прыгун)	+	—	—	Высокорослый (низкорослый)	Rasmuson (132)
32	*Lactuca sativa* (салат)	+	—	—	Длинные листья (короткие листья)	Durst (47)
33	*Lathyrus odoratus* (душистый горошек)	+	—	—	Высокорослый тип (низкорослый)	Bateson (10), Bateson, Saunders and Punnet (12, 13, 14)
34	*Lens esculenta* (чечевица)	+	—	—	Тяжеловесные семена (легковесные)	Tschermak (169)
35	*Linum* (лен)	+	—	—	Длинные семена (короткие)	Tammes (155)
36	*Lychnis* (горицвет).	+	—	—	Широкие листья узкие	Baur (9)
37	*Lycopersicum esculentum* (помидоры, томаты)	+	—	—	Высокий (низкий)	Lindstrom (104)
		+	—	—	Высокорослый тип (карликовый тип)	Craig (40), Haslted (72, 37, 74), Gilbert (67), Hood (85), Jones (88), Lindstrom (103)
38	*Matthiola incana* (левкой)	+	—	—	Высокорослый (низкорослый)	Honing (81) Correns (37)
39	*Mirabilis Jalappa* (ночная красавица)	+	—	—	Высокий рост (низкий рост)	Correns (39)
		+	—	—	Крупные пыльцевые зерна (мелкие п. з.)	
40	*Mucuna* (*Stizolobium*)	+	—	—	Длинные бобы (короткие)	Belling (18—25)
		+	—	—	Длинные семена (короткие)	
41	*Nicotiana* (табак) .	+	—	—	Высокорослый (низкорослый)	David (41), Bolsounov (30)
		+	—	—	Крупные листья (мелкие листья)	Honing (84)
		+	—	—	Длинный цветок (короткий цветок)	Goodspeed (64, 65, 66), McCray (117)
		+	—	—	Большой диаметр венчика (малый д. в.)	
		—	+	—	Крупный цветок (мелкий)	Smith (151)
		+	—	—	Длинный пестик (короткий пестик)	Brieger (28)
		+	—	—	Длинные тычиночные нити (короткие т. н.)	

Таблица 3 (продолжение)

№ по порядку	Название растений	Характер доминирования в F_1			Признаки	Авторы
		дом.	промеж.	рецес.		
42	*Nigella damascena* (чернушка)	+	—	—	Высокорослый (низкорослый)	Тохорéus [163]
		+	—	—	Крупные семядоли (мелкие семядоли)	
43	*Oenothera* (ослинник)	+	—	—	Высокорослый тип (низкорослый)	Lehmann [102], Renner [137]
44	*Oryza* (рис)	+	—	—	Высокорослый тип (низкорослый)	Akemine [1], Parnell [126]
		+	—	—	Длинная цветковая чешуя (короткая)	Chao [21]
45	*Papaver somniferum* (мак)	+	—	—	Крупные лепестки (мелкие)	Leak a. Pershad [101, 102]
46	*Pharbitis* Nil. . . .	+	—	—	Высокорослый тип (карликовый)	Hagiwara [70, 71]
47	*Phaseolus multiflorus*	—	+	—	Высокорослый тип (низкорослый) [1]	Tschermak [164, 165]
	Ph. vulgaris (фасоль)	+	—	—	Длинный вьющийся стебель (короткий)	Tschermak [164, 165, 167]
		—	+	—	Длинные семена (короткие)	Talvcar [161]
		+	—	—	Толстые семена (тонкие)	
		+	—	—	Длинный гипокотиле (короткий)	Brotherton [20]
48	*Pirus Malus* (яблоня)	+	—	—	Высокорослый тип (низкорослый)	Wellington [180]
		+	—	—	Крупные плоды (мелкие)	
49	*Pisum* (горох) . . .	+	—	—	Длинный стебель (короткий)	Vilmorin [174], Lock [112], Tschermak [164], Мендель [115]
		+	—	—	Длинные междоузлия (короткие)	Keeble and Pellew [95], Wellenslek [176, 179], Rasmuson [133]
		+	—	—	Крупный размер прилистников (мелкий)	Pellew a. Sverdrup [126]
		+	—	—	Широкий плод (узкий)	Tschermak [164], Lock [110, 112]
		+	—	—	Большое число междоузлий (малое число)	Tedin and Tedin [158]
		+	—	—	Высокорослый (низкорослый)	Краевой [102]
50	*Portulaca* (портулак)	+	—	—	Длинные стебли (короткие)	Blakeslee [27]

[1] При скрещивании высокорослого типа с низкорослым в F_1 получается промежуточный тип, но с тенденцией к высокорослому типу.

Таблица 3 (продолжение)

№ по порядку	Название растений	Характер доминирования в F_1			Признаки	Авторы
		дом.	промеж.	рецес.		
51	*Prunus*	+	—	—	Крупные листья (мелкие)	Beach and Maney [16]
		+	—	—	Крупные цветки (мелкие)	Connors [34, 35]
52	*Raphanus* (редька) .	+	—	—	Длинные листья (короткие)	Uphof [171]
		+	—	—	Длинный корнеплод (короткий)	Malinowski [114]
		+	—	—	Толстый корнеплод (тонкий)	Синская [144]
53	*Richardia*	+	—	—	Длинные черешки (короткие)	Ragioniéri [130]
		+	—	—	Широкие листья (узкие)	Ragioniéri [130]
		+	—	—	Крупные клубни (мелкие)	
54	*Ricinus communis* .	+	—	—	Высокорослый тип (низкорослый)	White [183]
55	*Rubus* (малина) . .	+	—	—	Высокорослый тип (низкорослый)	Anthony a. Hedrick [3]
56	*Saponaria ocymoides* (мыльнянка)	+	—	—	Крупные цветки (мелкие)	Meunissier [116]
57	*Secale* (рожь) . . .	+	—	—	Длинное зерно (короткое)	Tschermak [166]
58	*Solanum tuberosum* (картофель)	+	—	—	Высокорослый тип (низкорослый)	Salaman a. Lesley [142]
		+	—	—	Длинные клубни (короткие)	Salaman [138, 139, 140]
		+	—	—	Большой урожай (малый)	Salaman [141]
59	*Solanum Melongena*	+	—	—	Длинный стебель (короткий)	Kakizaki [93]
		+	—	—	Толстый стебель (тонкий)	
60	*Triticum* (пшеница)	+	—	—	Высокорослый тип (низкорослый)	Freeman [59], Clark [32]
		+	—	—	Нормальная высота растения (карлики)	Neethling [123], Waldron [176]
		—	—	+	Нормальная высота растения (карлики)	Winge [182]
		+	—	—	Широкие листья (узкие)	Biffen [20], Freeman [59], Florell [58]
		+	—	—	Длинное зерно (короткое)	Biffen [20], Engledow [50, 51]
		+	—	—	Крупное зерно (мелкое)	Вавилов и Якушкина [172]

Таблица 3 (продолжение)

№ по порядку	Название растений	Характер доминирования в F_1			Признаки	Авторы
		дом.	промеж.	рецес.		
61	*Tropaeolum*	+	—	—	Длинные стебли (короткие)	Rasmuson [132], Warren [177], Fischer [56]
		+	—	—	Крупные листья (мелкие)	Warren [177]
62	*Vicia Faba* (конский боб)	+	—	—	Высокорослый тип (низкорослый)	Darlington [42], Sir Sirks [150]
		+	—	—	Длинные бобы (короткие)	Sirks [150]
		+	—	—	Крупные бобы (мелкие)	Tschermak [164], Kaznowski [94]
		+	—	—	Крупные листья (мелкие)	Sirks [150]
63	*Zea Mays* (кукуруза)	+	—	—	Высокорослый тип (карликовый)	Emerson [52, 53, 54], Kempton [96, 97, 98, 99], Lindstrom [105]
		+	—	—	Крупное зерно (мелкое)	Jones [89]
		—	+	—	Большинство мелких количественных признаков, не касающихся общей конституции растения	Correns [36], Lock [111], East and Hayes [48], Hayes [76] Emerson and East [55], Emerson [52]

прилистники и др. Опять нужно подчеркнуть, что мы этой закономерности не абсолютизируем, могут быть отдельные исключения, причем нужно отметить, что эти исключения могут быть отнесены главным образом за счет мелких признаков, например, таких, как чешуя, ости, опушение и др.

Данные, приведенные в табл. 3, охватывают довольно много самых различных растений, принадлежащих к 25 различным семействам (табл. 4).

При этом нужно указать на то, что эти данные [1] являются довольно объективными, поскольку они получены самыми разными научными работниками, применявшими самые различные методы в своей работе. Здесь не может быть места какой-то случайности, так как у различных научных работников, которые вели работу с разными растениями, результаты получены одни и те же.

Теперь можно сказать с большей уверенностью, что установленная нами закономерность доминирования более крупных размеров над мелкими не является какой-то ошибкой в наблюдениях, поскольку эта закономерность присуща очень многим растениям. Нам кажется, что эта закономерность имеет место у всех растительных форм,

[1] Необходимо отметить, что данные, собранные в табл. 3, далеко неполны, их имеется гораздо больше, но для иллюстрации и подтверждения наших опытов их вполне достаточно.

Таблица 4

Перечень семейств различных растений, которые проявляют правильность в доминировании крупных размеров над мелкими

№ по пор.		
1	*Balsaminaceae*	Бальзаминовые
2	*Cannaceae*	Канновые
3	*Caryophyllaceae*	Гвоздичные
4	*Campanulaceae*	Колокольчиковые
5	*Chenopodiaceae*	Маревые
6	*Compositae*	Сложноцветные
7	*Convolvulaceae*	Вьюнковые
8	*Cruciferae*	Крестоцветные
9	*Cucurbitaceae*	Тыквенные
10	*Euphorbiaceae*	Молочайные
11	*Gramineae*	Злаковые
12	*Leguminosae*	Бобовые
13	*Liliaceae*	Лилейные
14	*Linaceae*	Леновые
15	*Malvaceae*	Мальвовые
16	*Moraceae*	Тутовые
17	*Nyctaginaceae*	Ночецветные
18	*Onagraceae*	Онагриковые
19	*Papaveraceae*	Маковые
20	*Polygonaceae*	Гречишные
21	*Ranunculaceae*	Лютиковые
22	*Rosaceae*	Розоцветные
23	*Rubiaceae*	Мареновые
24	*Solanaceae*	Пасленовые
25	*Tropaeolaceae*	Настурциевые

населяющих земной шар. Эта закономерность также распространяется и на животный мир; доказательством этого может быть широкая практика метизации, применяемая в зоотехнике.

Вопросом доминантности занимались и занимаются многие ученые. В настоящее время Фишер, Райт и др. широко практикуют применение математики в разрешении этого сложного биологического вопроса. Фишер, например, путем сложных математических вычислений пришел к таким выводам: свойства доминантности тех или других признаков вырабатываются в процессе эволюции, причем эволюция шла так, что доминантными признаками в подавляющем большинстве случаев являются «дикие признаки».

Против того, что свойство того или иного признака быть доминантным или рецессивным вырабатывается в процессе эволюции, спорить не приходится, это так, и быть иначе не может; вообще все свойства и особенности растений вырабатываются в процессе эволюции — это общий закон природы. В природе этот вопрос решает естественный отбор. Что касается культурных растений, на которые все время воздействуют, кроме естественных факторов внешней среды, самые различные мероприятия искусственного характера, применяемые человеком, вплоть до искусственного отбора, то вряд ли можно сказать, что здесь доминантность в процессе эволюции вырабатывалась в том же направлении, что и у диких растений.

У культурных растений доминантность вырабатывалась также в процессе эволюции, но здесь решающую роль сыграл широко практикуемый искусственный отбор, скрещивания и др. Здесь эволюция шла не произвольно, человек своими культурными мероприятиями изменял ход этой эволюции в сторону накопления хозяйственно-полезных признаков, и в результате этой деятельности доминантность менялась или, скажем, претерпевала эволюцию в направлении возникновения полезных с хозяйственной точки зрения признаков и доминирования этих полезных признаков над малополезными или бесполезными.

Установленная закономерность доминирования более крупных размеров над мелкими имеет большое практическое значение в селекционной работе. На основании наших небольших опытов можно уже сказать, какие мы должны брать пары для скрещивания, чтобы получить доминирование таких хозяйственно-полезных признаков, как высота растений, длина колоса, длина зерна и т. д. Кроме того, намечается метод предвидеть заранее гетерозисный тип развития растений, что при дальнейшей его разработке даст возможность сознательно подходить к подбору родительских пар при скрещиваниях и делать это с бо́льшим успехом, чем это делалось до сих пор.

Выводы

На основании данных, полученных при скрещивании различных географически отдаленных разновидностей ячменя, контрастных по определенным количественным признакам, а также на основании данных, полученных при скрещивании контрастных по количественным признакам перцев, установлено, что во всех случаях, независимо от географического происхождения материала, как правило, доминируют высокорослые, мощно развитые формы над низкорослыми, слабо развитыми формами. Эта закономерность также подтверждается огромным количеством фактов, разбросанных по отдельным экспериментальным работам. Кроме того, ознакомление с литературой по вопросу доминирования различных признаков показало, что закономерность доминирования более крупных размеров над мелкими распространяется не только на конституционный тип растения (габитус), но и на более мелкие признаки, такие, как длина колоса, размер зерна, размер плодов, размер листьев и т. д. В настоящее время на основании наших лишь предварительных данных можно подбирать такие пары растений для скрещиваний, которые заведомо дадут нам нужный эффект доминирования признаков с высшими количественными показателями.

Установлена зависимость между «гетерозисом» гибридных семян и дальнейшим гетерозисным развитием из них растений. Гибридные семена ячменя, полученные от скрещивания на материнском растении, у которых проявляется «гетерозис», при высеве в следующем году дают гетерозисные растения. Отметим, что эта зависимость установлена лишь предварительно и требует дальнейшей проверки на большем материале.

В статье очень сжато обсуждается теоретическая и практическая значимость доминирования более крупных форм и признаков растений над мелкими.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.

Поступило
13 I. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

1 Akemine M., On the Inheritance of Dwarf-habitus in Rice, Report Jap. Assoc. Adv. Sci., 1 : 308 –314, 1925.
2 Allgayer H., Genetische Untersuchungen mit Gartenkohl (*Brassica oleracea*), Zts. Ind. Abst. u. Vererb., 47 : 191—260, 1928.
3 Anthony R. D. and Hedrick U. P., Some Notes on the Breeding of Raspberries, New York, Agr. Exp. St. Bull., 417: 75—88, 1916.
4 Babcock E. B. and Collins J. L., A Case of Duplicate Genes in *Crepis capillaris* (L) Wallr. Science, N. S., 56 : 392, 1922.
5 Balls W. L., Notes on Mendelian heredity in Cotton, Journ. Agr. Sci., 2 : 216, 1907.
6 Balls W. L., Mendelian Studies of Egyptian Cotton, Journ. Agr. Sci., 2 : 346—379, 1908.
7 Balls W. L., The Inheritance of Measurable Characters in Hybrids Between Reputed Species of Cotton, VI Conf. Internat. Génétique: 429—440, 1911.
8 Balls W. L., The Cotton Plant in Egypt, Studies in Physiology and Genetics, London, 1912.
9 Baur E., Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung bei *Melandrium album*, Z. Ind. Abst. Vererb., 8 : 335—336, 1912.
10 Bateson W., Mendel's Principles of Heredity, Cambridge, 1909.
11 Bateson W., Genetic Segregation, Proc. Roy. Soc. B., 91: 358—368, 1920.
12 Bateson W., Saunders E. R., Experimental Studies in the Physiology of Heredity, Rept. Evol. Com. Roy. Soc., Rept. I, 160 pages, 1902.
13 Bateson W., Saunders E. R., Punnet R. S. and Hurst C. C., Experimental Studies in the Physiology of Heredity, Rept. Evol. Com. Roy. Soc., Rept. II, p. 154, 1905.
14 Bateson W., Saunders E. R. and Punnet R. C., Experimental Studies in the Physiology of Heredity, Rept. Evol. Com. Roy. Soc., Rept. III, p. 53, 1906.
15 Beckman I., Kreuzungsuntersuchungen an *Delphinium orientale*, Hereditas, 2: 107—128, 1928.
16 Beach S. A. and Maney T. J., Mendelian Inheritance in *Prunus* hybrids, Ann. Rept. Amer. Breed. Assoc., 7 : 214—226, 1912.
17 Belling J., Second Generation of the Cross Between Velvet and Lyon beans, Florida, Agr. Exp. Sta., Rept. for 1911 : 82—104, 1911.
18 Belling J. Report of Assistant Botanist. Third Generation of the Cross Between Velvet and Lyon beans, Florida, Agr. Exp. Sta., Rept. for 1912 : 115—127, 1912.
19 Belling J., A Study of Semisterility, Journ. Heredity, 5 : 65—73, 1914.
20 Belling J., Inheritance in Plant Hairs, Journ. Heredity, 5 : 348—360, 1914.
21 Belling J., The Mode of Inheritance of Semisterility in the Offspring of Certain Hybrid Plants, Z. Int. Abst. Vererb., 12 : 303—342, 1914.
22 Belling J., Report of Assistant Botanist, Florida, Agr. Exp. Sta., Rept. for. 1914 : 81—85, 1914.
23 Belling J., Linkage and Semisterility, Amer. Nat., 49 : 582—584, 1915.
24 Belling J., Report of Assistant Botanist, Florida, Agr. Exp. Sta., Rept. for 1915 : 107 –131, 1915.
25 Belling J., Inheritance of Length of Pod in Certain Crosses, Journ. Agr. Res., 5 : 405—420, 1915.
26 Biffen R. H., Mendel's Laws of Inheritance and Wheat Breeding, Journ. Agr. Sci., 1 : 4—48, 1905.
27 Blakeslee A. F., A Dwarf Mutation in *Portulaca* Showing Vegetative Reversions Genetics, 5 : 419—433, 1920.
28 Brieger F., Über die Vermehrung der Chromosomenzahl bei dem Bastard Nicotiana tabacum L. × N. Rusbyi Britt., Z. Ind. Abst. Vererb., 47 : 1—53, 1928.
29 Brotherton W., Note on Inheritance in *Phaseolus*, Ann. Rep. Michigan Acad. Sci., 20 : 152, 1919.
30 Bolsounov I. I., L'amélioration des variétés du tabac *Nicotiana Rustica* L. Rev. Internat d. tabacs, N 94 : 129—143, 1934.
31 Chao L. F., Linkage Studies in Rice, Genetics, 13 : 133—169, 1928.
32 Clark J. A., Segregation and Correlated Inheritance in Crosses Between Kota and Hard Federation Wheats for Rust and Drought Resistance, Journ. Agr. Res., 29; 1—47, 1924.
33 Conner A. B. and Karper R. E. Hybrid Vigor in Sorghum, Texas, Agr. Exp. Sta. Bull., 359 : 5—23, 1927.
34 Connors C. H., Report on Fruit Condition and Experimental Work, New Jersey, Agr. Exp. Sta., Ann. Rept., 40 : 70—76, 1919.
35 Connors C. H., Some Notes on the Inheritance of Unit Characters in the Peach, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 16 : 24—36, 1920.
36 Cook O. F., Suppressed and Intensified Characters in Cotton Hybrids, Bur. Plant. Ind. U. S. Dept. Agr. Bull., 147 : 27, 1909.

[37] Correns C., Über Levkojenbastarde. Zur Kenntnis der Grenzen der Mendel'schen Regeln, Bot. Cbl., 84 : 93—113, 1900.
[38] Correns C., Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien, Bibl. Bot., 53 : 1—161, 1901.
[39] Correns C., Vererbungsversuche mit blass (gelb) grünen und buntblättrigen Sippen bei Mirabilis, Urtica und Lunaria, Z. Ind. Abst. Vererb., 1 : 291—329, 1909.
[40] Craig A. G., Mendel's Law Applied to Tomato Breeding, Proc. Soc. Hort. Sci., 5 : 24—27, 1907.
[41] David P. A., A Study of Inheritance in Tabacco Crosses involving Native and Imported Varieties, Philipp. Agr., 14 : 3—35, 1925.
[42] Darlington C. D., Variegation and Albinism in Vicia Faba, Journ. Genetics, 21 : 161—168, 1929.
[43] De Vries H., Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Vorläufige Mittheilung, Ber. Deut. Bot. Ges., 18 : 83—90, 1900.
[44] De Vries H., Die Mutationstheorie, Leipzig, 1901.
[45] De Vries H., Species and Varieties. Their Origin by Mutation, Chicago and London, 1905.
[46] Dudok van Heel J. P., Inheritance of Bolting in Sugarbeet, Genetica, 9 : 217—236, 1927.
[47] Durst C. E., Inheritance in Lactuca, Science, 69 : 553—554, 1929.
[48] East E. M. and Hayes H. K., Inheritance in Maize, Connecticut Agr. Exp. Sta. Bull., 167 : 142, 1911.
[49] Эгиз С. А., Опыты по обоснованию методики селекции гречихи, Труды по прикл. бот., генет. и сел., 14 : 235—251, 1924.
[50] Engledow F. L., The Inheritance of Glume-length and Grain-length in Wheat Cross., Journ. Genetics, 10 : 109—134, 1920.
[51] Engledow F. L., The Inheritance of Glume-length in a Wheat Cross, Journ. Genetics, 13 : 79—100, 1923.
[52] Emerson R. A., The Inheritance of Sizes and Shapes in Plants, Amer. Nat., 44 : 739—746, 1910.
[53] Emerson R. A., The Inheritance of the Ligule and Auricles of Corn-leaves, Nebraska, Agr. Exp. Sta., Ann. Rept., 25 : 81—88, 1912.
[54] Emerson R. A. and Emerson S. H., Genetic Interrelations of Two Andromonoecious Types of Maize Dwarf and Anther ears, Genetics, 7 : 203—236, 1922.
[55] Emerson R. A. and East E. M., The Inheritance of Quantitative Characters in Maize, Nebraska, Agr. Exp. Sta., Res. Bull., 2, p. 120, 1913.
[56] Fischer H., Ein interessanter Tropaeolum Bastard, Gartenflora, 62 : 278—282, 1913.
[57] Fletsher F., Mendelian Heredity in Cotton, Journ, Agr. Sci., 2 : 281—282, 1907.
[58] Florell V. H., Studies on the Inheritance of Earliness in Wheat, Journ. Agr. Res., 29 : 333—347, 1924.
[59] Freeman G. F., The Heredity of Quantitative Characters in Wheat, Genetics, 3 : 1—93, 1918.
[60] East E. M., A Novel Type of Hybridity in Fragaria, Genetics, 19 : 167—174, 1934.
[61] Pyson P. F., Some Experiments in the Hubridizing of Indian Cottons, Mem. Dept. Agr. India, Bot. Ser., 2 : 1—27, 1908.
[62] Garber K. J., Giddings N. J. and Hoover M. M., Breeding for Disease Resistance with Particular Reference to the Smut of Oats, Sci. Agr., 9 : 103—115, 1928.
[63] Garber R. J. and Quisenberry K. S., A Study of Correlated Inheritance in a Certain Avena cross. West Virginia, Agr. Exp. Sta., Bull., 217: pp. 47. 1928.
[64] Goodspeed T. H., Quantitative Studies of Inheritance on *Nicotiana* hybrids, Univ. Calif. Publ. Bot., 2 : 87—168, 1912.
[65] Goodspeed T. H., Quantitative Studies of Inheritance in *Nicotiana* hybrids, II Univ, Calif. Publ. Bot., 5 : 169—188, 1913.
[66] Goodspeed T. H. and Clausen R. E., Factors Influencing flower size in *Nicotiana*, with Special Reference to Question of Inheritance, Amer. Jour. Bot., 2 : 332—373, 1915.
[67] Gilbert A. W., A Mendelian Study of Tomatoes, Ann. Rept. Amer. Breed. Assoc., 7 : 167—188, 1912.
[68] Gairdner A. E., The Segregation of Six Factors in *Campanula persicifolia*, Journ. of Genetics, 35 : 281—288, 1937.
[69] Гречухин Е. И., Изучение гетерозиса у конопли. Сборн. «Генетика и селекция конопли». Труды Ин-та конопли, 5 : 125— 139, 1937.
[70] Hagiwara T., Genetic Studies of Leaf-characters in Morning Glories V. On Some Mutants and their Genetic behavior. Bot. Mag. Tokyo, 40 : 2. 6—235, 1926.
[71] Hagiwara T., Genetic Studies of Leaf-characters in Morning Glories VII. On the Spiral Tortion and the Abnormal Bract, Bot. Mag. Tokyo, 42 : 85—95, 1928.
[72] Halsted B. D., Owen E. J. and Shaw J. K., Report of the Botanist, New Jersey, Agr. Exp. Sta., Ann. Pert., 26 : 423—425, 1905.

[73] Halsted B. D., Owen E. J. and Shore N. D., Report of the Botanist, New Jersey, Agr. Exp. Sta., Ann. Rept., 28 : 259—386, 1907.
[74] Halsted B. D., Reciprocal Breeding in Tomatoes, Journ. Heredity, 9 : 169—173, 1918.
[75] Harland S. C., The Genetics of Cotton. V. Reversal of Dominance in the interspecific Cross *G. barbadense* Linn. × *G. hirsutum* Linn. and its bearing of Fisher's Theory of Dominance, Journ. of Genetics, 25 : 261—270, 1932.
[76] Harland S. C., Inheritance of *Dolichos lablab* L. I., Journ. Genetics, 10 : 219—226, 1920.
[77] Harlan H. V. and Pope M. N., Many noded Dwarf Barley, Journ. Heredity, 13 : 269—273, 1923.
[78] Hayes H. K., Inheritance in Corn, Connecticut Agr. Exp. Sta., Rept. for 1911 : 407—425, 1912.
[79] Hayes H. K. and Garber R. J., Breeding Crop Plants, New York, p. 328, 1911.
[80] Heijl W. M. and Uittien H., Some Observations on the Heredity of the Leaf Form in *Chelidonium majus* L., Genetica, 8 : 389—396, 1926.
[81] Honing J. A., A Tomato Mutant, Rec. Trav. Bot. Néerl., 25a : 168—171, 1928.
[82] Honing J. A., Kruisingsproeven met Canna indica, Rev. in Bot. Cbl., 128 : 149, 1914.
[83] Honing J. A., Kreuzungsversuche mit Canna-Varietäten, Rec. Trav. Bot. Néerl., 12 : 1—26, 1915.
[84] Honing J. A., Erblichkeitsuntersuchungen an Tabak, Genetica, 9 : 1—19, 1927.
[85] Hood G. W., Inheritance in Tomatoes, Proc. Soc. Hort. Sci., 12 : 87—95, 1915.
[86] Ikeno S., Étude génétique sur les arêtes d'une race de l'orge à six rangs, Bot. Mag., Tokyo, 31 : 263—267, 1917.
[87] Ikeno S., Ein Vererbungsversuch über die Grannen bei Gerste, Jap. Journ. Bot., 2 : 189—207, 1924.
[88] Jones D. F., Linkage in Lycopersicum, Amer. Nat., 51 : 608—621, 1917.
[89] Jones D. F., Increasing the Yield of Corn by Crossing, Connecticut Agric. Exp. Sta. Rep., 1916 : 327—347, 1917.
[90] Kajanus B., Genetische Studien an Beta, Z. Ind. Abst. Vererb., 6 : 137—139, 1912.
[91] Kajanus B., Mendelistische Studien an Rüben, Fühlings Landw. Ztg., 61 : 142—149, 1912.
[92] Kajanus B., Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der Beta- und Brassica-Rüben, Zts. Pfl. Zücht., 1 : 125—186, 1913.
[93] Kakizaki Y., Hybrid Vigor in Egg-plants and its practical Utilization, Genetics, 16 : 1—25, 1931.
[94] Kaznowski L. Études sur la fève (Vicia Faba, L.) I Partie. Féverole de Vistule Pamiętnik Państw. Inst. Nauk. Gospodar Wiejskiego w Puławach, p. 50—60, 1924.
[95] Keebl F. and Pellew C., The Mode of Inheritance of Stature and of Time of Flowering in Peas (*Pisum sativum*), Journ. Genetics, 1 : 47—56, 1910.
[96] Kempton J. H., Linkage Between Brachitic Culms and Pericarp and Cob Color in Maize, Journ. Washington. Acad. Sci. 11 : 13—20, 1920.
[97] Kempton J. H., Heritable Character in Maize. III. Brachytic culms, Journ. Heredity, 11 : 111—115, 1920.
[98] Kempton J. H., A Brachytic Variation in Maize, U. S. Dept. Agr. Bull., 925 : 1—28, 1921.
[99] Kempton J. H., Inheritance of Dwarfing in Maize, Journ. Agr. Res., 25 : 297—321, 1923.
[100] Kristofferson K. B., Contribution to the Genetics of *Brassica oleracea*, Hereditas, 5 : 297—364, 1924.
[101] Leak H. M. and Pershad B. K., A Preliminary Note on the Flower Colour and Associated Characters of the Opium Poppy, Journ. Genetics, 10 : 1—20, 1920.
[102] Leak H. M. and Perschad B. K., The Coloration of the Testa of the Poppy Seed (*Papaver Somniferum*), Journ. Genetics, 12 : 247—249, 1922.
[103] Lehmann E., Die Theorien der Oenotheraforschung; Grundlagen für experimentellen Vererbungs-und Entwicklungslehre, p. 526, 1922.
[104] Lindstrom E. M., Segregation of Quantitative Genes in Tetraploid Tomato Hybrids as Evidence for Dominance Relations of Size Characters, Genetics, 20 : 1—11, 1935.
[105] Miczyński K., Studja genetyczne nad rodzajem Aegilops. I. Doswiadczenia z Aegilops speltoides Jaub. et Spach, Acta Soc. Bot. Poloniae, 4 : 20—41, 1926.
[106] Lilienfeldówna F. A., Vererbungsstudien an Dianthus barbatus L., Z. Ind. Abst. Vererb., 28 : 207—237, 1922.
[107] Lilienfeldówna F. A., Badania nad dziedzicznoscia u gwozdzka *Dianthus barbatus* L., Cl g. dalszy. Acta. Sci. Bot. Polonia, 2 : 15—43, 1924.
[108] Lindstrom E. W., Genetical Research with Maize, Genetica, 5 : 15—43, 1923.
[109] Lindstrom E. W., Inheritance in Tomatoes, Genetica, 10 : 305—317, 1925.

110 Lock R. H., Studies in Plant Breeding in the Tropics, II. Experiments with peas, Ann. Roy. Bot. Gard., 2:357—414, 1905.
111 Lock R. H., Studies in Plant Breeding in the Tropics. III. Experiments with maize (Zea Mays L.), Ann. Roy. Bot. Gard., 3:95—184, 1906.
112 Lock R. H., The Present State of Knowledge of Heredity in Pisum, Ann. Roy. Bot Gard., 4:93—111, 1908.
113 Lumsdem D., Mendelism in Melons, New Hampshire, Agr. Exp. Sta. Bull. 172:3—58, 1914.
114 Malinowski E., O dziedziczeniu niektórych cech u rzodkiewki, Comp. Rend. Soc. Sci. Varsovie, 9:757—776, 1916.
115 Мендель Г., Опыты над растительными гибридами, 1923.
116 Meunissier A., Experiences génétiques faites à Verrières, Bull. Soc. Nat. Acclimat: 1—31, 1918.
117 McCray F. A., Compatibility of Certain Nicotiana species, Genetics, 17; 621—636, 1932.
118 McLendon C. A., Mendelian Inheritance in Cotton Hybrids, Georgia Agr. Exp Sta. Bull., 99:139—228, 1912.
119 Miyazawa B., On the Inheritance of Length and Width of Leaves in the Barley, Bull. Miyazaki. Coll. Agr. and Forest., 1: 1—14, 1929.
120 Nagai I., On the Inheritance in Soybean, Sci. and Agr., 1:4—14, 1926. Цитировано по Matsuura, A Bibliogr. Monograph. on Plant Genetics, 1929.
121 Neatby K. W., Inheritance of Quantitative and other Characters in a Barley Cross, Sci. Agr., 7:77—84, 1926.
122 Neatby K. W., An Analysis of the Inheritance of Quantitative Characters, and Linkage in Barley, Sci. Agr, 9:701—718, 1929.
123 Neethling J. H., A Preliminary Note on Dwarf Appearing in Gluyas Early (wheat) hybrids, South. African, Journ. Sci., 14:540—547; Rev. in Bot. Abst., 3:326, 1918.
124 Nilsson-Ehle H., Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen., Bot. Notis., 257—294, 1908.
125 Owen T. V., Inheritance Studies in Soybeans. II. Glabrousness Color of Pubescence, Time of Maturity, and Linkage Relation, Genetics. 12:518—529, 1927.
126 Parnell F. R., Kangswani G. N. and Ayyangar C. R. S., The Inheritance of Characters in Rice, Mem. Dept. Agr. India, Bot. Ser., 11:185—208, 1922.
127 Pease M. S., Genetic Studies in *Brassica oleracea*, Journ. Genetics, 16:313—384, 1926.
128 Pellew C. and Sverdrup A., New Observation on the Genetics of Peas (*Pisum Sativum*), Journ. Genetics, 13:125—131, 1923.
129 Quisenberry K. S., Correlates Inheritance of Quantitative and Qualitative Characters in Oats. West Virginia, Agr. Exp. Sta. Bull., 212, 55 pp., 1926.
130 Ragionieri A., Improvement of Richardia. Gard. Chron, 66:252—253, 1919.
131 Rasmuson H., On Some Hybridization experiments with Varieties of *Collinsia* Species, Hereditas, 1:178—185, 1920.
132 Rasmuson H., Die Hauptergebnisse von einigen genetischen Versuchen mit verschiedenen Formen von Tropaeolum, Clarkia und Impatiens, Hereditas, 1:270—276, 1920.
133 Rasmuson H., Genetically changed Linkage Values in *Pisum*, Hereditas, 10:1—152, 1927.
134 Rau V., Inheritance of Some Morphological Characters in *Grepis capillaris*, Calif Univer. Pub. Agr. Sci., 2:217—242, 1923.
134a Richardson C. W., A Preliminary Note on the Genetics of *Fragaria*, Journ. Genetics, 3:171—178, 1914.
135 Richardson C. W., A further Note on the Genetics of *Fragaria*, Journ. of Genetics, 7:167—170, 1918.
136 Richardson C. W., Kreuzungsversuche. Geum urbanum L. ♀ × rivale L ♂, Bot. Notis., 163—172, 1916.
137 Renner O., Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger complexheterozygotischer Oenotheren, Biblioth. Genetica, 9:1—168, 1925.
138 Salaman R. N., The Inheritance of Colour and other Characters in the Potato, Journ. Genetics, 1:7—46, 1910.
139 Salaman R. N., Studies in Potato Breeding. IV-e conf. Internat., Genetique: 373—376, 1911.
140 Salaman R. N., A Lecture on the Hereditary Characters in the Potato, Journ. Roy. Hort. Soc., 38:34—39, 1912.
141 Salaman R. N., The Inheritance of Cropping in the Potato, Z. Ind. Abst. Vererb., Suppl. Bd. 2:1240—1253, 1928.
142 Salaman R. N. and. Lesley J. W., Genetic Studies in Potatoes. The Inheritance in an Abnormal Haulm Type, Journ. Genetics, 10:21—37, 1920.

143 Sinnot E. W. and Durham G. B., Inheritance in the Summer Squash, Journ Heredity, 13:177—186, 1922.
144 Синская Е. Н., О «мутациях» у *Eruca Sativa* Lam., Труды по прикл. бот., генет. и сел., 16:37—54, 1926.
145 Shull G. H., Elementary Species and Hybrids of *Bursa* Science N. S., 25:590—591, 1907.
146 Shull G. H., Some New Cases of Mendelian Inheritance, Bot. Gaz., 45:103—116, 1908.
147 Shul G. H., *Bursa*, *Bursa-pastoris* and *Bursa Heegeri*: Biotypes and Hybrids, Carneg. Inst. Wash. Publ., 112:57, 1909.
148 Shull G. H., Defective Inheritance-ratios in *Bursa* Hybrids, Verh. Naturf. Ver. Brünn., 49:157—168, 1911.
149 Stewart R. T., Dwarf in Soybeans, Journ. Heredity, 18:281—284, 1927.
150 Sirks M. J., Beiträge zu einer genotypischen Analyse der Ackerbohne Vicia Faba, Genetica, 13:209—631, 1932.
151 Smith H. H., The Relation between Genes affecting Size and Color in certain Species of *Nicotiana*, Genetics, 22:361—375, 1937.
152 Sutton A. W., *Brassica* Crosses, Journ. Linn. Soc., 38:337—349, 1908.
153 Surface F. M., Studies on Oat Breeding. III. On the Inheritance of Certain Glume Characters in the Cross *Avena fatua* × *A. Sativa* var. Kherson, Genetics, 1:252—286, 1916.
154 Surface F. M., On the Inheritance of Certain Glume Characters in the Cross *Avena fatua* × *A. Sativa* var. Kherson, Proc. Nat. Acad. Sci., 2:478—481, 1916.
155 Tammes T., Das Verhalten fluktuierende variierender Merkmale bei der Bastardierung, Rec. Trav. Bot. Néerl., 8:201—286, 1911.
156 Tedin O., The Inheritance of Pinnatifid Leaves in *Camelina*, Hereditas, 4:59—64, 1923.
157 Tedin O., Vererbung, Variation und Systematik in der Gattund *Camelina*, Hereditas, 6:275—386, 1925.
158 Tedin H. and Tedin O., Contributions to the genetics of *Pisum*. III. Internode length, Stem thickness and place of the first flower, Hereditas, 4:351—362, 1923.
159 Thadani K. J., Inheritance of Certain Charaeters in *Gossypium*, Agr. Journ.. India, 20:37—42, 1925.
160 Tschermak E. V., Über den gegenwärtigen Stand der Gemüsezüchtung, Zeit. Pfl. Zücht., 4:65—104, 1916.
161 Tavčar A., Die Vererbung der Samendimensionen von *Phaseolus vulgaris*, Zeit. Ind. Abst. Vererb., 40:83—107, 1925.
162 Краевой С. Я., Опыт экспериментальной трансформации растений. Сборн. научн. работ комсомольцев Акад. Наук СССР., 328—341, 1936.
163 Toxopeus H. J. Erblichkeitsuntersuchungen an *Nigella damascena* L., Genetica, 9:341—440, 1927.
164 Tschermak E., Weitere Beiträge über Verschiedenwerthigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen, Ber. Deut. Bot. Ges., 19:35—51, 1901.
165 Tschermak E., Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen Levkojen und Bohnen, Z. Landw. Versuchsw. Oesterr., 7:533-657, 1904.
166 Tschermak E. Über Züchtung neuer Getreiderassen mittelst künstlicher Kreuzung. II. Mitteilung. Kreuzungsstudien am Roggen, Z. Landw. Versuchsw. Oesterr., p. 45, 1906.
167 Tschermak E., Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen und Bohnen mit Rücksicht auf die Faktorenlehre, Z. Ind. Abst. Vererb., 7:81-234, 1912.
168 Levan A., Cytological studies in the Allium paniculatum group, Hereditas, 23:317—370, 1937.
169 Tschermak E., Einige Bastardierungsversuche an Linsen und Ackerbohnen, Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien., m.-n-Kl. Abt., I, 137:171—181, 1928.
170 Ubish G., Gerstenkreuzungen, Landw. Jahrb., 53:191—244; Rev. Pfl. Zücht., 7:141, 1919.
171 Uphof J. O. Th., On Mendelian factors in radishes, Genetics, 9:292—304, 1924.
172 Вавилов Н. И. и Якушкина О. В., К филогенезу пшениц, Труды по прикл. бот., генет. и сел., 14:1—159, 1925.
173 Vestergaard H. A. B., Jagttagelser vedsprande Arvelighedsforhold hos Lupin, Heveda og Byg. Tidskr. f. Planteavl., 26:491—510; Rev in Exp. Sta. Rec., 42:133, 1919.
174 Vilmorin Ph., Pisum. IV-e Conf. Internat., Cénétique, p. 51, 1911.
175 Vinall H. B. and Cron A. B., Improvement of Sorghums by Hybridization, Journ. Heredity, 12:435—443, 1921.
176 Waldron L. K., A Study of Dwarfness in Wheat Accompanied by unexpected Ratios, Genetics, 9:212—246, 1924.
177 Warren E., The Pure Line Hypothesis and the Inheritance of Small Variations, South African Journ. Sci., 15:535—567, 1919.
178 Wellensiek S. J., Genetic Monograph on *Pisum*, Bibliogr. Genetica, 2:343—476, 1925.

179 Wellensiek S. J., *Pisum*-crosses I, II, Genetica, 7 : 2—64; 337—364, 1925.
180 Wellington K., An Experiment in Breeding Apples. II New York Agr. Exp. Sta. Tech. Bull., 106 : 1—149, 1924.
181 Weiss F. and Rosén D. The Supposed Constancy of the Hybrid Between the Common and the Water Avens, *Geum urbanum* × *rivale*, Nature, 114 : 500, 1924.
182 Winge Ö., Zytologische Untersuchungen über Speltoide und andere Mutantenähnliche Aberranten beim Weizen, Hereditas, 5 : 241—286, 1924.
183 White O. E., Inheritance Studies on Castor Beans, Brooklyn Bot. Gard. Mem. 1 : 513—521, 1918.
184 Wodworth C. M., Inheritance of Growth Habit, Pod Color, and Flower Color in Soy Beans, Journ. Amer. Soc. Agr., 15 : 481—494, 1923.

S. J. KRAJEVOJ. SOME REGULARITIES OBSERVED IN PLANT HYBRIDIZATION

SUMMARY

On the basis of the data obtained from hybridizing of different, geographically distant varieties of barley contrasting in definite quantitative characters, as well as on the basis of the data obtained from hybridizing of peppers contrasting in quantitative characters, it has been established that in all the cases, independently from the geographical origin of the material, the high growing, vigorously developed forms, as a rule, dominate over the low growing, weakly developed ones. This regularity is also confirmed by a numerous facts scattered throughout separate experimental studies. Besides this, the literature on the problem in question of the dominance of the various characters has shown that the regularity of the dominance of larger sizes over the smaller ones is distributed not only throughout the constitutional type of the plant (habitus), but also over the smaller characters, such as the length of the ear, size of the grain, size of the fruit, dimensions of the leaves, etc.

At the present, on the basis of our, as yet, preliminary data it is possible to match such pairs of plants for hybridization, which will give for certain, the necessary effect of the dominance characters with the highest quantitative indices.

The interdependence between the «heterozysis» of the hybrid seeds and the subsequent heterozysis development of plants out of the latter has been established. The hybrid seeds of barley obtained from crossing on a maternal plant, in which «heterozysis» is manifested, when sown in the following year, produce heterozysis plants. It should be noted that this dependence is established only in a preliminary way and demande further checking on more extensive material.

In the article the theoretical and practical importance of the dominance of larger forms and characters over the smaller ones is very briefly discussed.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Р. А. МАЗИНГ

О МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ (у самоопылителей)

(Представлено академиком АН УССР А. А. Сапегиным)

Автор предлагаемой статьи разбирает методику изучения наследования количественных признаков, разработанную Филипченко и Лепиным, и предлагает другую методику, пытаясь теоретически обосновать преимущества последней.

Введение

Изучение наследования количественных признаков связано с целым рядом всем известных трудностей, обусловливаемых большой изменчивостью указанных признаков и необходимостью изучать очень большое число особей.

Главным затруднением является тот факт, что каждая особь изучается не сама по себе, как при изучении качественных признаков, а рассматривается, как представитель определенного вариационного ряда. Так, например, при изучении скрещивания каких-либо рас растений или животных, как правило, в качестве родительских форм приводятся вариационные ряды, характеризующие данные расы, а не количественные показатели отдельных индивидуумов, скрещенных между собой. И дальше, в процессе хода расщепления F_2, F_3 и т. д. нам всегда приходится иметь дело с вариационными рядами в большинстве случаев очень сложного генотипического состава. F_2, выражающееся при однозначных факторах при промежуточном типе наследования кривой, следующей закону Кетлэ, представляет собой сложную сумму представителей отдельных сильно трансгрессирующих вариационных рядов.

Указанные обстоятельства и являются причиной того, что количественные признаки изучены сравнительно мало.

Поскольку часто приходится наблюдать кажущуюся постоянно промежуточную наследственность количественных признаков, была тенденция считать, что количественные признаки наследуются по особому типу. Гипотеза Нильсона Эле об однозначных факторах в значительной степени объяснила причину кажущейся промежуточности. Мы имеем ряд работ, подтверждающих гипотезу однозначных факторов. Сюда относятся классические работы Иста ([6, 7]) над кукурузой и табаком, Пеннетта и Бейли ([11]) над весом у кур й т. п. Основным критерием наследования по Менделю являлись большая изменчивость F_2 по сравнению с F_1 и положительные результаты

отбора в следующих поколениях. Были попытки дать математические методы анализа [Castle, Серебровский ([12])], но они не увенчались успехом.

В настоящее время можно считать доказанным, что мы не имеем особого типа наследования количественных признаков. Они наследуются так же, как качественные, и различие между ними сводится к способу изучения, и если мы к изучению окраски применим количественные методы, т. е. установим шкалу оттенков и разобьем изученные особи по классам данной шкалы, то типично качественный признак, как окраска, станет количественным. Поскольку изучение количественных признаков, как указывалось выше, очень затруднено, возникает вопрос о методах их изучения. Вопрос этот тем более актуален, что большинство хозяйственно-полезных признаков количественного порядка, и чувствуется острая необходимость в разработке наиболее целесообразной методики.

Мы имеем в основном два направления в изучении наследования количественных признаков.

Представители одного направления, к которому относятся Lindstrom ([9]), Green ([8]) и т. д., пытаются найти сцепление между качественными и количественными признаками. Но, поскольку большинство форм бедно качественными признаками, число же их хромосом значительное (42 у мягких пшениц, 66 у кур, 44 у кроликов), вероятность нахождения сцепления крайне мала, и действительно, мы имеем до настоящего времени только одиночные случаи сцепления.

Представители другого направления, созданного Ю. А. Филипченко, пытаются углубить и детализировать анализ путем сравнительных или циклических скрещиваний и применения принципа индивидуального испытания потомства F_2 и последующих поколений, считая, что только таким способом можно выявить всю потенцию, заложенную в исходных формах.

Работа Ю. А. Филипченко является первым крупным вкладом в изучаемую область, причем он впервые касается вопроса методики изучения.

Циклические скрещивания[1] дают возможность вести анализ во всей его широте. В своей книге «Генетика мягких пшениц» (стр. 62) Филипченко говорит: «Многое из того, что остается неясным при изучении одного или двух скрещиваний, приобретает полное освещение с помощью сравнительных или циклических скрещиваний».

Применение же принципа индивидуального испытания потомства F_2 и последующих поколений ясно показало невозможность делать выводы о характере расщепления на основании распределения особей в F_2; дальнейший индивидуальный анализ растений F_2 в F_3 показал, что растения, принимаемые за чистый рецессив, дальше расщеплялись, и тем самым рушилась кажущаяся простота характера расщепления [см. Ю. А. Филипченко ([4,5]) и Т. К. Лепин ([2])].

Т. К. Лепиным, ближайшим сотрудником проф. Ю. А. Филипченко, данная методика далее детализирована и применяется сейчас в широком масштабе.

[1] Например, Marquis ⟷ Aurora

Phélude ⟷ Erythr. irk.

Полностью принимая метод циклических скрещиваний и целый ряд других важных методических указаний проф. Филипченко, мы видим ряд затруднений в методике применения принципа индивидуального испытания потомства, нисколько не отрицая важности применения этого принципа по существу.

Интересуясь вопросами методики изучения наследования количественных признаков и желая на практике ближе и глубже проанализировать данную методику, мы предприняли анализ F_2 и последующих поколений, полученных от скрещивания двух мягких пшениц «Marquis» × «Aurora» из неоконченной работы проф. Филипченко. Сознательно было изучено только одно скрещивание, чтобы иметь возможность разработать его наиболее полно.

Выводы, к которым мы пришли в результате анализа, еще больше утвердили нас в необходимости пересмотреть данную методику и попытаться найти новые пути анализа.

Прежде, чем переходить к описанию собственных данных, мы остановимся более подробно на методике Филипченко-Лепина в части применения принципа индивидуального испытания потомства.

Методика Филипченко-Лепина[1]

Применение принципа индивидуального испытания потомства F_2 и последующих генераций приводит к необходимости изучать сравнительно небольшое F_2, так как важно наивозможно большую часть из растений второго поколения изучить по потомству в третьем поколении. В своей книге «Генетика мягких пшениц» Ю. А. Филипченко пишет (стр. 25—26): «Для ускорения работы выгоднее всего высеять семена с возможно большего числа растений F_2 — в принципе, если бы оказалось возможным, со всех его растений — и тем самым получить для исследования возможно большее число семей F_3... Лучше исследовать только 200 растений, но получить от них 100 семей F_3, чем, как это обычно делается и как делал я сам, исследовать 500—600, но отбирать из них на посев всего лишь 26—30 форм». Как мы увидим ниже, иногда число растений F_2 бывает еще значительно меньше.

Из второго поколения выбираются наиболее интересные, преимущественно крайние формы. Зерна с каждого выбранного растения высеиваются индивидуально на отдельных делянках. Растения отдельной делянки представляют собою семью F_3. Число изучаемых по F_3 растений F_2 колеблется в различных напечатанных работах от 20 до 40. Каждая семья тщательно измеряется и обрабатывается вариационно статистически. Число измеряемых растений в каждой семье очень различно в разных работах. В большинстве случаев Ю. А. Филипченко измеряет 20 растений, но иногда ограничивается измерением 10 растений. Т. К. Лепин старается измерить 40 растений, но не всегда с одного растения F_2 удается получить такое большое потомство.

Изученная семья F_3 разбивается на более или менее однородные группы. При определении однородности группы принимаются во внимание не только средние величины, но также пределы колебания и моды. Согласно мнению Филипченко и Лепина, эти группы явля-

[1] Методика излагается автором на основании напечатанных работ Ю. А. Филипченко и Т. К. Лепина и доклада последнего, сделанного в Институте генетики Академии Наук в 1934 г.

ются отражением тех групп особей по числу генов, влияющих на данный признак в одном и том же направлении[1], которые мы имеем в F_2, при однозначных факторах:

Число генов в зиготе . . .	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Распределение особей:									
при димерии	1	4	6	4	1				
» тримерии	1	6	15	20	15	6	1		
» тетрамерии . . .	1	8	28	56	70	56	28	8	1

и т. д.

Исходя из указанного предположения, мы должны получить в F_3 при димерии 5 групп особей (с 0, 1, 2, 3, 4 факторами), при тримерии 7 групп (с 0, 1, 2, 3, 4, 5 и 6 факторами). Распределение особей в F_2, как мы видим, следует закону бинома Ньютона $(1+1)^n$. Возможно, что вследствие малого числа особей все эти группы не выявятся сразу в F_3, но группы F_3 проверяются в F_4 и, если нужно, в F_5 и F_6. Ю. А. Филипченко говорит (стр. 60): «в заслуживающих этого в семьях F_3 для того же анализа должно быть отобрано 2-3-4 типичных экземпляра для того же анализа их потомства в F_4 и т. д., пока в одном из последующих поколений не получится настолько ясных результатов, что мы признаем возможным считать наш анализ законченным».

Таким образом, разбивая семьи F_3, F_4 и т. д. на группы и подсчитывая окончательное число установленных групп, тем самым определяем число генов, участвующих в скрещивании. Число генов равно числу групп минус 1.

Каждое гибридное поколение сравнивается с родительскими формами, высеянными в том же году. Как показал проф. Ю. А. Филипченко, такой контроль необходим, так как на рост пшениц сильно влияют климатические условия, меняющиеся из года в год.

Для того, чтобы лучше уяснить себе разобранную методику, мы, в виде примера, разберем работу Т. К. Лепина ([2]) «Наследование количественных признаков у твердых пшениц». II. «Наследование длины зубца в скрещиваниях *Triticum durum* × *Triticum persicum*», напечатанную в «Известиях Бюро по генетике», № 8, 1930 г. В данной работе ход анализа описан наиболее подробно. К сожалению, мы не имеем возможности привести таблиц из работы Т. К. Лепина.

Как уже видно из заглавия, Т. К. Лепин изучал наследование длины зубца у гибридов между двумя формами твердых пшениц: *Tr. persicum* ∇av. var. *fuliginosum* Zhuk. и *Tr. durum* Desf. var. *hordeiforme* Host. В F_1 было получено 11 растений, которые были подвергнуты биометрической обработке и показали, что по длине зубца они являются явно промежуточными, хотя и приближаются к типу *hordeiforme*. Длина зубца у F_1 колебалась от 4.5 до 8.8 мм, в то время как длина зубца в том же году у *hordeiforme* колебалась от 1.6 до 2.1 мм, а у *persicum* от 50.5 до 77.5 мм.

Второе поколение было получено из всех зерен одного растения F_1, причем выросло 75 растений, годных для обработки. Сравнение данных по длине зубца у растений F_2 и исходных форм того же года показало, что F_2 даже несколько вышло за пределы изменчивости исходных форм. Пределы колебания родительских форм в данном году были: *hordeiforme* 1.5—2.2 мм, *persicum* 46.5—54.5 мм, а F_2

[1] Мы избегаем терминов доминантные и рецессивные, поскольку в разбираемом нами случае F_1 промежуточное, и понятия доминантности и рецессивности в таком случае становятся чисто условными.

1.8—59.5. Вариационный ряд F_2 был чрезвычайно растянут, выклинилось очень мало крайних форм, но зато имелись многочисленные переходные формы. На основании характера кривой Лепин делает предположение, что изучаемая длина зубца зависит от нескольких пар однозначных факторов.

Для получения F_3 были взяты семена с 40 растений F_2 (преимущественно крайних). Как уже указывалось, все зерна с каждого отобранного для посева растения F_2 высевались на отдельных делянках. Выросшие растения с каждой делянки подвергались биометрической обработке, в результате которой получались вариационные ряды, характеризующие отдельные семьи.

Все семьи F_3 Т. К. Лепин расположил по возрастающей средней величине длины зубца сверху вниз. По его мнению, как по пределам колебания, так и по средним величинам они могли быть довольно легко разбиты на 9 групп. Т. К. Лепин сам отмечает, что в пределах группы замечается сильное вариирование средних величин отдельных семей, составляющих группу. Среди крайних растений F_2 оказалось только по одному растению с каждого края, потомство которого в F_3 было сходно по длине зубца с соответствующей родительской формой. Однако эти семьи были не вполне идентичны родительским чистым линиям, так как пределы колебания у этих гибридных семей гораздо шире, чем у родительских форм, и заметна разница в средних величинах.

Далее приводится анализ групп, наметившихся в F_3, в четвертом поколении. Из каждой группы изучались, как советует Ю. А. Филипченко, одна или две семьи и из каждой семьи выбирались 2—4 наиболее типичных растения для анализа. Потомки этих растений, индивидуально высеянные, дали семьи F_4, характеризующие группы F_3 и показывающие, расщепляется ли изучаемая группа, или нет. Благодаря расщеплению в потомстве семей F_3 выклинились новые семьи с более короткими и более длинными зубцами, чем у родительских чистых линий. Это заставило Т. К. Лепина признать, что к наметившимся в F_2 9 группам надо прибавить еще 4, т. е. получилось всего 13 групп. На основании этого Т. К. Лепин сделал заключение, что различие между коротким зубцом *hordeiforme* и длинным зубцом *persicum* сводится в данном случае к 6 парам однозначных факторов, и 9 групп F_2 будут включать в себя соответственно: I группа 10 факторов, влияющих в одном и том же направлении на длину зубца, II — 9, III — 8, IV — 7, V — 6 и т. д. Дополнительные группы F_4, вышедшие за пределы родительских форм, будут с 12, 11, 1 и 0 факторами.

Им приводится расчет по распределению 75 особей в F_2 по числу факторов при гексамерии.

Число факторов в зиготе при $n=75$	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	0.02	0.2	1.0	4.0	4.0	14.5	17.2	14.5	9.0	4.0	1.2	0.2	0.02

У него получилось по одной семье с 10 и 2 факторами, 3 с 9 факторами и 2 с 3 факторами, что довольно близко совпадает с ожидаемым. Некоторое несоответствие между наблюдаемым и ожидаемым получается, по его мнению, вследствие частичного, а не полного анализа по потомству растений F_2 (40 из 75). По той же причине им не сопоставляются остальные группы. На основании сильного вариирования средних величин и пределов колебания у отдельных семей, входящих в одну группу, и на основании того, что крайние семьи F_3, соответствующие родительским формам, не вполне иден

тичны им, он делает заключение о неравноценности однозначных факторов.

Нельзя не признать, что на первый взгляд изложенная методика представляет собой стройное целое с постепенным развертыванием всех деталей расщепления в последующих поколениях. Но вся она основана на предпосылке, что особи с определенным числом факторов в F_2 дают в F_3 семьи с соответствующим же числом факторов. Последнее нам кажется неправильным, и мы попытаемся теоретически обосновать нашу точку зрения. Также совершенно непонятен для нас анализ семей F_3, основанный на изучении 2—4 растений, учитывая чрезвычайно сложный состав семей F_3. Заключение Т. К. Лепина о неравноценности однозначных факторов кажется нам тоже мало убедительным. Вполне допуская и даже считая более вероятным неравноценность факторов, мы полагаем, что для доказательства этого факта требуются более тонкие методы анализа. Указанное же вариирование в пределах группы F_3 не только может, но должно теоретически получаться. Благодаря этому вариированию разбивка на группы, и так уже субъективная, теряет последнюю опору. На всех этих вопросах мы подробнее остановимся ниже.

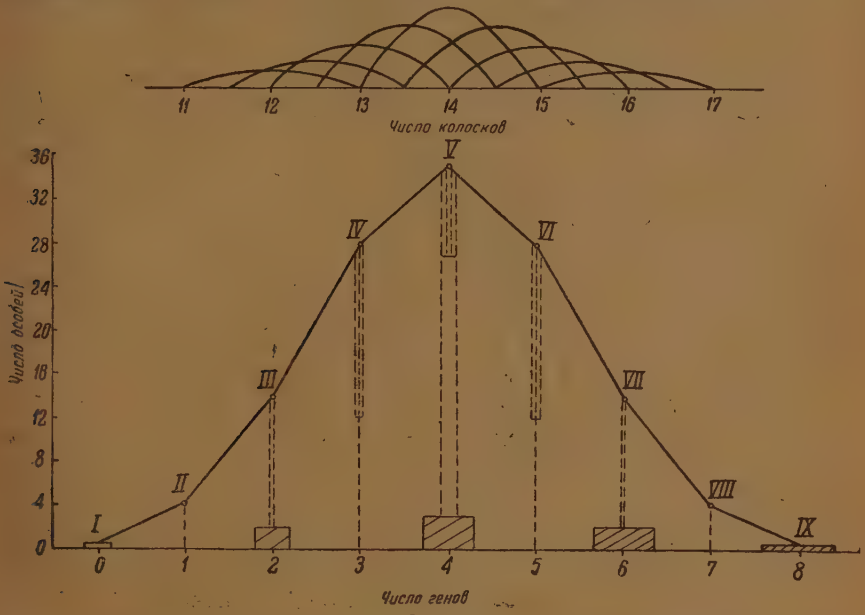
Разбор методики

Присмотримся поближе к генотипическому составу вариационного ряда F_2 и семей F_3. Мы разберем теоретический случай тетрамерии, поскольку на нем уже в полной мере скажутся те затруднения в методике, которые, по нашему мнению, делают ее неприемлемой. На основании работы Т. К. Лепина следовало бы разобрать случай гексамерии, но он настолько сложен, что гораздо яснее наша точка зрения выявится при анализе тетрамерии — степень полимерии в данном случае не так существенна.

Предположим, что мы изучаем число колосков у двух сортов мягких пшениц, у которых различие в числе колосков обусловливается 8 однозначными факторами, которые мы обозначим А (похожий случай приводится Ю. А. Филипченко в «Генетике мягких пшениц»). Одна родительская форма будет иметь 8а[1], другая 8А. Предположим для простоты полную равноценность однозначных факторов и примем, что при 0А число колосков колеблется от 11 до 13. Прибавление одного А сдвигает кривую на $^1/_2$, т. е. при 1А мы будем иметь колебания в числе колосков от $11^1/_2$ до $13^1/_2$, при 2А от 12 до 14 и т. д. Учитывая, что при достаточном числе особей могут появиться все группы особей от 0А до 8А, мы можем получить F_2 с максимальным вариированием от 11 до 17 колосков, если предположить, что в группу с 0А случайно попали особи с 11 колосками (согласно нашему условию они могут вариировать от 11 до 13), а в группу с 8А растения с 17 колосками (могут вариировать от 15 до 17). Предполагая обратную крайность, что в группу с 0А попадут растения с 13 колосками, а в группу с 8А с 15 колосками, мы получим теоретически возможное наименьшее колебание F_2 от 13 до 15. На фиг. 1 наверху приведена схема строения кривой F_2, которая составляется из представителей фенотипических кривых отдельных генотипических классов. Внизу таблицы приведена теоретическая кривая F_2 по числу

[1] Для краткости мы будем указывать только число факторов, обозначаемых символом А, т. е. 8а будем обозначать как 0А, форму генотипического состава А а a_1 a_1 a_2 a_2 a_3 a_3, как 1А и т. д.

генов А, в которой показан генотипический состав каждой группы особей с определенным числом генов. По оси абсцисс отложено число факторов А, по оси ординат — число особей. Гомозиготы представлены в виде прямоугольников (число линий внутри них соответствует числу факторов). Гетерозиготы представлены в виде пунктирных линий: одной линией — моногетерозиготы, двумя — дигетерозиготы и т. д. Соотношение генотипов точно подсчитано по решетке Пеннетта. При тетрамерии все группы расщепления могут появиться при наличии 256 особей. Наша кривая F_2 составлена при $n = 128$ особям, что приблизительно соответствует F_2, изучаемому Филипченко-Лепиным, 128 составляет как раз половину 256.



Фиг. 1

Кривые F_2 при тетрамерии. Внизу дано распределение особей по числу генов А и их генотипический состав, $n = 128$. Прямоугольники — гомозиготы, косые линии в них указывают на число факторов А. Пунктирные линии — гетерозиготы; одна линия — моногетерозиготы, две линии — дигетерозиготы и т. д. Римскими цифрами отмечены группы особей по числу генов А.
Наверху графически представлено потенциально возможное фенотипическое проявление нижней кривой

Начнем наш разбор с левого края вариационного ряда (фиг. 1). При $n = 128$ особям у нас может теоретически появиться 0.5 особей с 0А, т. е. мы их, вероятно, не получим. Дальше идет группа из 4 особей моногетерозигот с 1А. III группа с 2А сложного состава: в нее входят 2 гомозиготы и 12 дигетерозигот. IV группа с 3А тоже сложная: она состоит из 12 моногетерозигот и 16 тригетерозигот, наконец, в V группу входят 3 гомозиготы, 24 дигетерозиготы и 8 тетрагетерозигот. Остальные группы, как видно на фиг. 1, имеют соотношение генотипов, подобное первым четырем. VI группа подобна IV, VII — III, VIII — II и IX — I, с той только разницей, что, по мере продвижения к правому краю вариационного ряда, число А при переходе от одной группы к другой будет прибывать по 1А, придя к 8А в последней группе.

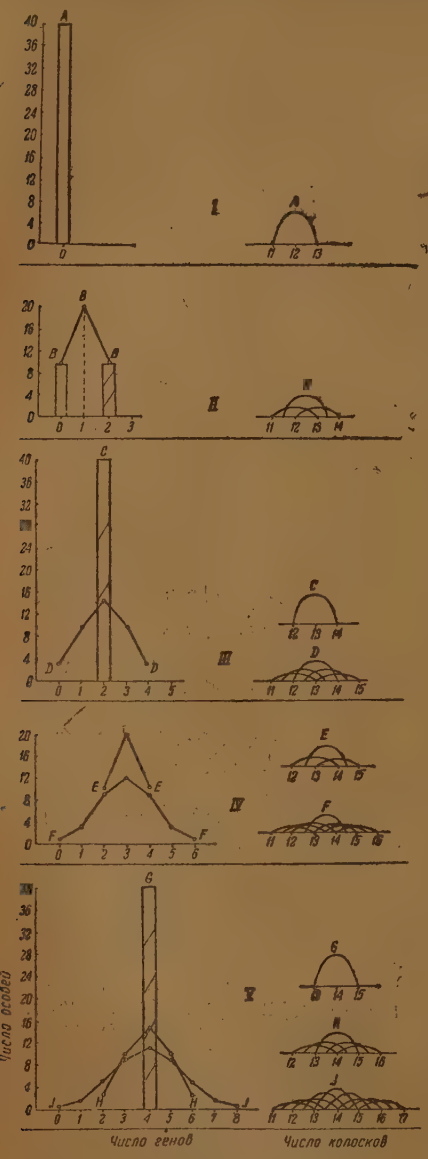
Какое же мы вправе ожидать потомство от отдельных представителей F_2, каков будет генотипический состав F_3 и какое можно ожидать фенотипическое проявление отдельных семей F_3?

Ответ на этот вопрос мы находим в фиг. 2.

Слева приведены теоретические кривые по числу генов А семей F_3, составленные по тому же принципу, как F_2 на фиг. 1. Каждая кривая составлена на 40 особей, т. е. мы взяли максимальное число растений в семьях F_3, исследуемое данной методикой. Чтобы не затемнять картины, начиная с III группы, графически не отмечается на кривой сложность генотипического состава каждой группы особей. Основной целью данной таблицы является показать, что в одну группу с определенным, по Лепину, числом факторов входят семьи F_3 разного генотипического состава, поскольку они являются потомками генотипически разнородных (но с одним и тем же числом факторов А) растений F_2.

Для большей ясности и наглядности мы попытались представить наши теоретические кривые по числу генов, характеризующих каждую семью, в виде суммы фенотипических кривых (ср. фиг. 1 наверху), принимая выше поставленное условие, что 0А дает особей с числом колосков, вариирующих от 11 до 13, 1А от $11^1/_2$ до $13^1/_2$ и т. д.

I группа, состоящая из гомозиготных особей 0А, даст в F_3 совершенно однородную семью, потенциально вариирующую по числу колосков от 11 до 13; если бы удалось выявить такую семью в F_3, то вопрос о степени полимерии получил бы некоторый намек на разрешение. Предположим, что на 128 особей F_2 появилась одна форма состава 8а (0А по нашему обозначению), давшая семью F_3, которая легко может быть проверена в F_4. (И в данном случае, поскольку она



Фиг. 2

Слева — кривые по числу генов А семей F_3 при числе однозначных факторов, $n = 40$. Справа — возможное фенотипическое проявление каждой семьи. Римскими цифрами отмечены группы семей, соответствующие группам особей по числу генов А в F_2 (см. фиг. 1). По оси абсцисс отложено число генов, по оси ординат—число особей

гомозиготна, проверка такой семьи в F_4 представляется нам вполне реальной.) Но, как мы видим, уже при тетрамерии при $n = 128$ особям можно ожидать только 0.5 таких растений в F_2. Поскольку же, повидимому, часто приходится иметь дело с более сложным расщеплением, надеяться на появление в F_2 гомозигот с полным набором больших или малых букв не приходится.

Во II группу войдут однородные семьи F_3, но сложные по своему генотипическому составу, так как они все будут потомками моногетерозигот (см. табл. 1); вследствие этого данные семьи F_3 будут состоять из особей с 0A, 1A и 2A в отношении 1 : 2 : 1, которые, согласно нашему предположению, могут вариировать от 11 до 14. При небольшом числе растений данная семья может случайно иметь фенотипическое проявление, близкое к I группе, с одной стороны, т. е. вариировать по числу колосков от 11 до 13, и к III группе, с другой стороны, т. е. вариировать по числу колосков от 12 до 14. III группа, как мы видели, еще сложнее по своему составу. В нее входят не только генотипически сложные, но и разнородные семьи. С одной стороны, в нее войдут потомки гомозигот с 2A, вариирующие от 12 до 14 (в F_2 из 14 особей с 2A только две будут гомозиготными), и преимущественно семьи, являющиеся потомками дигетерозигот, дающих в F_3 особей 0A, 1A, 2A, 3A и 4A, которые могут вариировать от 11 до 15. В этих семьях будут преобладать особи с 2A, но присутствие особей с другим числом A будет сильно затемнять картину. Новым по сравнению со II группой будет появление растений с 3A и 4A, но и только. Растения с 0A, 1A и 2A точно так же входят во II группу.

Таблица 1

Длина зерна у гибридов F_2, в мм

Grain-length in hybrids F_2 in mm

	5.0	5.2	5.4	5.6	5.8	6.0	6.2	6.4	6.6	6.8	7.0	7.2	7.4
«Marquis»	—	—	2	10	20	8	1	—	—	—	—	—	—
«Aurora»	—	—	—	—	—	—	6	13	15	11	3	—	—
F_2	2	1	9	28	30	31	23	13	13	7	3	—	2

Семьи IV группы являются потомками моно- и тригетерозигот (фиг. 1).

В V группу входят три типа семей — потомки гомозигот, дигетерозигот и тетрагетерозигот. Вероятность напасть на гомозиготную семью крайне мала (фиг. 1).

Приведенные нами таблицы показывают, как нам кажется, достаточно убедительно, что мы не имеем основания говорить, как это делает Т. К. Лепин, что каждая семья F_3 характеризуется определенным числом генов A, соответствующим числу таковых у растения F_2, родоначальника данной семьи. Исходя из этих же соображений, в приводимой нами работе Т. К. Лепин сравнивает свою V группу F_3 с 6 генами с F_1 и находит большое сходство. Вместе с тем при 75 исследованных им растений F_2 в случае гексамерии только 17.2 растения приходятся на группу с 6 генами (стр. 429). Из этих 17.2 растения только 0.03 растения может быть гомозиготным, которое в F_3 действительно дало бы семью, похожую на F_1. Все остальные растения будут расщепляться по типу димерии (около 7 растений), тетрамерии (около 9 растений) и гексамерии (около 1 растения). Ясно,

что при таком сложном расщеплении, при крайне малом числе особей (максимум 40) могут получиться самые различные средние величины у отдельных семей данной группы. Если даже считать, что в каждой группе будут преимущественно попадаться растения с числом генов А, характеризующих данную группу (например, растения с 6 генами в V группе), то нельзя не отметить условности характеристики групп по числу генов, чего Т. К. Лепин не делает. При исследовании большого числа семей мы должны были бы получить совершенно непрерывные переходы в вариационных рядах от одной группы к другой, что делало бы еще более субъективным и необоснованным деление семей по группам. В пределах одной группы мы можем, благодаря случайному распределению особей, получить некоторые скачки как в средних величинах, так и по пределам колебаний. При внимательном просмотре таблиц F_3 из работы Т. К. Лепина видно, что некоторые группировки семей как будто действительно являются реальными и обоснованными, но полученные им скачки в средних величинах, кроме вышеизложенной причины, могут быть еще объяснены чрезвычайно малым числом особей F_2, которые тем более только частично были им исследованы в F_3. Повторяем, что нам представляется неправильным и искажающим картину такое упрощенное толкование семей F_3.

Если бы растения были менее изменчивы, то можно было бы больше значения придавать пределам колебания. В работе по количественным признакам у дрозофилы [Р. А. Мазинг ([3])], где мы можем создать одинаковые условия развития, мы действительно убедились, что иногда, при небольшом числе особей, пределы колебания более характерны, чем средние величины. Но при такой большой изменчивости, какую мы имеем у пшениц, особенно полагаться на пределы колебания не приходится.

Как мы видим, семьи F_3 в большинстве случаев, за исключением гомозиготных, имееют сложную генотипическую структуру. Это своего рода F_2 с меньшей полимерией (одинаковая полимерия с F_2 встретится в ряде семей средней группы), и совершенно непонятно, как можно судить об их структуре на основании изучения потомства 2—4 растения исследуемой семьи F_3. Анализ крайних групп в F_4 более понятен, поскольку важно только установить, получаем ли мы увеличение размаха изменчивости, или нет, но и для этого требуется изучение большого числа растений семей F_3. К тому же нельзя забывать, что мы судим о характере растения на основании измерения 1—2 наилучше развитых колосьев, которые, конечно, не всегда дают правильную характеристику растения, и нередко от растения со средним показателем мы получаем потомство лучше, чем от растения с наивысшим показателем, и наоборот, что значительно усложняет и без того сложный анализ.

Таким образом мы приходим к заключению, что на основании изучения F_2, F_3 и т. д. вышеприведенным методом мы не можем делать выводов о числе генов, характеризующих данные скрещивания, и тем более об их равноценности или неравноценности. Возникает вопрос, рационально ли вести тонкий генетический анализ F_2? На первом этапе изучения исследования количественных признаков, когда важно было доказать несостоятельность выводов, построенных на изучении кривых F_2, применение принципа индивидуального испытания потомства при изучении F_2 было крупным шагом вперед и действительно себя оправдало, но в настоящее время, когда генетика все больше становится точной наукой, для определения степени полимерии и

равноценности или неравноценности генов нужно искать других путей анализа.

Проверка методики на собственном материале еще более подтвердила наши заключения.

К изложению экспериментальной части работы мы теперь и переходим.

Собственные данные

Мы взяли для анализа любезно предоставленное нам Лепиным необработанное второе поколение из работы Ю. А. Филипченко от скрещивания *Tr. vulgare* var. *lutescens* All. «Marquis» × *Tr. vulgare pseudo-hostianum* Flaksb. «Aurora». Как уже упоминалось, мы взяли сознательно только одно скрещивание, чтобы проанализировать его наивозможно полно.

Измерялись длина колоса, число колосков, длина и ширина чешуи и зерна. На каждом растении измерялся один наилучше развитой колос. Поскольку нас интересует преимущественно методическая сторона работы, мы для примера разберем наследование длины зерна как наиболее константного признака. Все, что будет говориться по отношению к данному признаку, относится и ко всем остальным признакам, материал по которым не приводится, чтобы не загружать статью излишними цифрами. F_4 разработано наиболее подробно по длине зерна и по числу колосков.

По неопубликованным данным Ю. А. Филипченко, F_1 по всем изученным признакам было промежуточное.

Полученное нами в 1932 г. от Т. К. Лепина F_2 состояло из 163 растений и послужило для нас исходным материалом для дальнейшего анализа. Контролем являлись родительские формы, высеянные в том же году, что и F_2, и тоже переданные нам Т. К. Лепиным. Все полученные растения обработаны нами биометрически. Данные по длине зерна приводятся в табл. 1. В каждом следующем поколении гибридные особи сравниваются с родительскими, высеянными в том же году.

Как отмечалось выше, Ю. А. Филипченко считает, что в принципе нужно высеять индивидуально, если это возможно, все растения F_2; точно так же Т. К. Лепин подчеркивает, что большая достоверность результатов была бы достигнута при исследовании потомства всех растений F_2.

Чтобы иметь возможность глубже подойти к анализу, как уже указывалось, было сознательно взято только одно скрещивание; благодаря этому мы могли высеять индивидуально все 163 растения F_2. Указанный посев был произведен в Петергофе в 1932 г.

На основании приведенных выше теоретических соображений мы могли ожидать, что при распределении всех семей F_3 по возрастающей средней величине мы получим в высшей степени постепенный переход от семьи с наименьшим показателем к семье с наивысшим показателем, поскольку семьи одной группы могут быть иногда (особенно при малом числе особей) почти, или даже совсем, тождественны семьям другой группы. В таком случае разбивание на группы было бы еще более субъективно. Если же наши рассуждения неправильны и группировки Т. К. Лепина обоснованы, то при анализе по потомству всех растений F_2, указанные группы должны были выявиться наиболее отчетливо.

Полностью были измерены все те семьи, которые являлись потом-

ками крайних, и часть семей потомков средних растений F_2 (учитывались все признаки, причем крайние по одному признаку оказывались средними по другому, и наоборот). Уже измерение 100 семей оказалось совершенно достаточным для выявления непрерывности переходов от семьи с низшими показателями к семье с высшими. Поэтому остальные 63 семьи были только частично измерены. У них измерялось 1—2 растения с наиболее развитым и 1—2 растения с наименее развитым (но все же нормальным) колосом. Мы могли убедиться, что они заняли бы место средней части таблицы семей F_3 (см. табл. 2) и ничего существенно нового не вносят в наметившееся распределение семей.

Такое частичное измерение семей, даже просмотр отдельных семей на-глаз, представляется нам методически чрезвычайно существенным. Это дает возможность просмотреть значительно большее число семей, чем при полной их обработке. Благодаря этому можно высевать зерна с значительно большего числа растений, и размер посева будет определяться техническими возможностями самого посева, а не обработкой посеянного. Важно иметь возможности, в случае необходимости, измерить полностью потомство любого растения F_2.

В табл. 2 приводятся данные по длине зерна 40 семей F_3, иллюстрирующих поразительную постепенность возрастания величины зерна у отдельных семей. Разница между средними величинами выражается в сотых долях миллиметра. Мы не приводим данных по всем 100 семьям, а только выборочно для 40, так как таблица со 100 семьями F_3 была бы слишком громоздка, да в этом и нет необходимости, поскольку невнесенные в таблицу остальные 60 семей распределяются более или менее равномерно между приведенными семьями, не образуя каких-либо знаменательных скоплений. Некоторый скачок в средних величинах получается при переходе от семьи 138-й к семье 162-й. Разница между ними даже статистически достоверна. Если бы у нас не было получено потомства от всех растений F_2, то этот скачок можно было бы объяснить неполнотой анализа. В нашем случае это объяснение отпадает. Но если вспомнить сложность состава второго поколения (фиг. 1), то становится ясным, что 163 растения F_2 случайно могли быть такого генетического состава, что потомство их, при малом числе особей, могло создать скачок между средними величинами. Такое предположение тем более вероятно, что это единственное исключение из общего правила полной постепенности возрастания средней величины у семей F_3.

Таким образом, по нашему мнению, никаких мало-мальски отчетливых группировок не наметилось, и наше предположение о постепенности перехода семей одной группы к семьям другой группы полностью оправдалось.

Поскольку мы не считаем возможным разбить семьи F_3 на группы, мы, после анализа F_3, не можем судить, даже приблизительно, о числе генов, обусловливающих разницу в длине зерна между исходными формами «Marquis» и «Aurora»; мы можем только установить, что ни та, ни другая форма не обладает полным набором генов, влияющих на данный признак в одном и том же направлении, так как вариационный ряд F_2 и семьи F_3 значительно выходят за пределы изменчивости исходных форм.

По той же причине наш анализ F_4 носит несколько иной характер, чем в работе Т. К. Лепина.

Нам, во-первых, важно было установить, насколько правильны те выводы о характере семей F_3, которые делаются на основании изу-

Таблица 2

Длина зерна гибридов F_3

Grain-length in hybrids F_3

Растения F_2 The plants F_2 №	Длина зерна Grain-length	Растения F_3 5.0	5.1	5.2	5.3	5.4	5.5	5.6	5.7	5.8	5.9	6.0	6.1	6.2	6.3	6.4	6.5	6.6	6.7	6.8	6.9	7.0	7.1	7.2	7.3	M ± m
«Marquis»		—	—	—	—	1	2	6	6	13	7	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.79±.025
142	5.4	—	1	—	4	3	2	3	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.48±.051
63	5.7	1	—	1	—	2	1	5	2	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.57±.057
54	5.9	—	—	—	2	1	6	2	5	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.60±.042
102	5.5	—	1	1	3	2	3	4	4	6	2	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.65±.044
68	5.6	—	—	—	2	—	2	6	5	5	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.68±.038
45	5.7	—	—	—	—	—	—	5	5	4	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.73±.043
26	5.4	—	—	—	—	—	2	4	2	5	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.74±.036
23	5.6	—	—	—	—	—	1	1	7	3	3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.76±.025
51	5.7	—	—	—	—	1	1	2	5	4	6	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.76±.067
178	5.7	—	—	—	—	—	2	4	4	5	2	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.77±.043
145	5.8	—	1	—	—	1	3	1	—	5	5	1	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.78±.058
20	6.1	—	—	1	—	1	—	—	4	9	6	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.80±.033
18	5.5	—	—	—	—	—	—	1	4	4	6	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.85±.027
77	6.0	—	—	—	—	—	2	1	2	5	2	4	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.86±.064
5	5.9	—	—	—	—	—	—	3	2	3	2	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.86±.051
106	6.2	—	—	—	—	—	2	2	2	5	9	4	7	3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.93±.033
25	5.8	—	—	—	—	—	—	1	1	3	6	8	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.94±.030
98	5.8	—	—	—	—	1	—	1	2	4	8	6	5	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.95±.034
97	6.6	—	—	—	—	1	—	3	1	4	2	4	6	4	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.97±.045
136	6.0	—	—	—	—	—	2	1	1	6	4	6	4	7	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6.05±.034
104	6.1	—	—	—	—	—	1	1	—	4	8	6	3	6	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6.00±.028
130	6.5	—	—	—	—	—	1	2	3	4	2	2	3	1	—	2	1	1	—	—	—	1	—	—	—	6.01±.075
155	6.8	—	—	—	—	—	—	1	2	3	8	8	8	2	4	—	3	1	—	—	—	—	—	—	—	6.05±.034
73	6.0	—	—	—	—	—	—	1	2	2	5	6	3	2	6	2	2	2	—	—	—	—	—	—	—	6.11±.043
141	6.5	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	1	5	4	4	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	6.12±.038
72	6.7	—	—	—	—	—	—	—	—	4	2	3	3	3	1	1	—	—	—	3	—	—	—	—	—	6.15±.069
88	6.1	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	2	5	1	4	2	1	2	1	—	—	—	—	—	—	6.19±.057
83	6.3	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	5	5	4	2	1	2	2	—	1	—	—	—	—	—	6.21±.049
143	7.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	8	6	4	8	2	2	2	—	—	—	—	—	—	6.26±.025
153	6.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	4	3	4	4	—	1	—	—	—	—	—	—	6.30±.042
92	6.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5	—	5	5	6	3	1	2	—	1	—	—	—	—	6.30±.052
85	6.6	—	—	—	—	—	—	—	2	1	1	1	8	6	6	7	—	4	—	—	1	—	—	—	—	6.34±.038
76	6.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	4	3	6	2	2	1	—	—	—	—	—	—	6.38±.019
89	6.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	2	5	5	6	1	4	1	—	—	—	—	—	6.40±.035
41	5.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5	2	4	3	4	—	1	—	2	—	—	—	6.40±.062
138	6.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	2	7	7	6	3	1	—	—	—	—	—	6.48±.042
162	7.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	1	1	3	2	3	—	—	3	—	—	6.67±.077
109	6.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	2	1	3	10	6	7	15	6	2	3	—	—	6.68±.029
137	7.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	6	2	1	5	5	1	4	—	—	6.76±.046
		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(1)	—	(3)	(2)	(1)	(3)	(3)	(1)	(4)	—	—	
75	7.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	5	1	2	2	—	—	2	1	3	6.79±.083
«Aurora»		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	5	11	7	8	6	5	2	1	—	—	—	6.62+.030

чения по потомству 2—4 растений данной семьи, и, во-вторых, получим ли мы в F_4 семьи, которые по средним величинам и по пределам колебания выйдут за пределы семей F_3.

С указанной целью было тщательно изучено потомство 14 семей из F_3. Число растений отдельных семей, изученных по потомству в F_4, колебалось от 10 до 20. Всего было получено 225 семей F_4. Для посева выбирались растения по тому же принципу, по которому Т. К. Лепин изучает F_2, а именно, преимущественно крайние и несколько средних растений данной семьи. Особое внимание обращалось на анализ крайних семей.

К сожалению, лето 1933 г., когда производился посев F_4, было крайне неудачным для посева пшениц как в климатическом, так и в хозяйственном отношении. Ввиду этого о многих семьях удалось получить только приблизительное, ориентировочное представление, но по счастливой случайности как раз несколько наиболее полно представленных семей удалось проанализировать с достаточной полнотой.

В виде примера приведем анализ семьи F_3 № 137 по F_4. Мы ясно увидим недостаточность исследования по потомству 2—4 растений.

Из указанной семьи было взято 18 растений для индивидуального анализа по F_4.

В табл. 2 в вариационном ряду семьи № 137 под частотами в скобках указано, сколько растений, какого класса было взято для анализа. В табл. 3 приведены наиболее характерные семьи F_4, полученные из семьи № 137.

Таблица 3

Длина зерна у гибридов F_4, в мм

Grain-length in hybrids F_4, in mm

Растения F_3 The plants F_3		Растения F_4 The plants F_4																M ± m
№	Длина зерна Grain-length	6.3	6.4	6.5	6.6	6.7	6.8	6.9	7.0	7.1	7.2	7.3	7.4	7.5	7.6	7.7	7.8	
137-2	6.3	1	—	2	2	7	—	1	2	1	1	1	—	—	—	—	—	6.77 ± .064
137-17	6.5	—	1	—	3	3	4	4	4	1	2	—	—	—	—	—	—	6.84 ± .058
137-5	6.5	—	1	—	—	2	1	1	3	5	3	—	1	—	1	—	—	7.03 ± .167
137-4	6.9	—	—	—	—	—	1	1	—	2	4	—	1	—	—	—	1	7.16 ± .072
137-23	7.1	—	—	—	—	—	—	3	3	2	3	—	3	2	—	1	—	7.20 ± .058
«Аurora»	—	1	3	6	5	10	7	8	6	3	—	—	—	—	—	—	—	6.75 ± .029

Все 18 семей были тщательно просмотрены и 7 из них, наиболее интересные, измерены полностью. Наиболее типичными для семьи № 137 являются семьи № 137-17 и № 137-2 (табл. 3); семей такого типа было установлено всего 15, причем в них вошли потомки 3 растений из 4 с длиной зерна 7.1 мм, т. е. с наивысшим показателем в семье № 137; одна семья произошла от растения с длиной зерна 7.0 мм и две — от растений с длиной зерна 6.9 мм. От растения с длиной зерна 6.3 мм было получено потомство такого же типа. Таким образом были исследованы по потомству все растения крайнего типа, кроме одного, и на основании проведенного анализа, учитывая потомство растений с коротким зерном, можно было бы решить, что для данной семьи № 137 характерно потомство с средними величи-

нами 6.7, 6.8 и т. п., которые очень мало превзошли среднюю величину семьи № 137. Но потомство 3 растений из 18 ясно показало, что изученные 15 растений не исчерпывают всего многообразия семьи № 137. Из этих 3 семей семья № 137-23 является действительно потомком растения с длиной зерна 7.1 мм, т. е. с наивысшим показателем, но при высеивании всего 2—4 растений из семьи № 137 не все растения с длиной зерна 7.1 мм были бы высеяны, и мы могли не получить данную семью. В этой семье мы имеем резкий сдвиг в сторону увеличения зерна со средней величиной 7.20 ± 0.58 и с пределами колебания от 6.9 до 7.7 мм. Две же другие семьи, № 137-4 и № 137-5, еще легче могли быть упущены, поскольку они являются потомками растений с длиной зерна 6.9 мм и даже 6.5 мм. Особенно, конечно, демонстративны семьи № 137-23 и № 137-4 (см. табл. 3). Семья № 137-5 интересна тем, что, происходя от растения с длиной зерна 6.5 мм, от которого трудно было ждать в потомстве сдвига в сторону плюс, дала среднюю величину $7.03 \pm .167$ (правда, при довольно незначительном числе особей).

Приведенный случай полностью подтверждает нашу точку зрения о невозможности судить о семьях F_3 по потомству 2—4 растений.

Что же касается увеличения размаха изменчивости, то удалось получить увеличение, но не уменьшение зерна. Ни одна семья F_4 не дала сдвига в сторону уменьшения средней величины и пределов колебания по сравнению с семьями F_3 (родительские формы в данном и предыдущем годах по средним величинам и по пределам колебания без изменения). Семья F_3 с наибольшей средней величиной зерна 6.79 и пределами колебания от 6.3 до 7.3 мм дала в F_4 семьи с максимальными средними величинами 7.16 и 7.20 мм при пределах колебания длины зерна от 6.8 до 7.8 мм. Некоторые семьи F_4 дали бы, вероятно, еще больший сдвиг средней величины, но, к сожалению, в этих семьях сохранилось так мало растений, что мы не считаем возможным их приводить. Потомки этих семей в F_5 оказались с еще большими зернами, чем в F_4.

На основании анализа F_4 было видно, что все крайние семьи F_3 расщепляются, так как среди 163 растений F_2 не появилось ни одной семьи с 0A или полным набором A. Поскольку нами были изучены по потомству все растения F_2 и большое число семей F_3 (особенно крайних), мы можем установить, что различие между нашими исходными формами «Marquis» и «Aurora» обусловливается не менее, чем тремя парами факторов (при тримерии мы могли ожидать получить форму с 0A в отношении 63:1, но высший вероятный предел полимерии для нашего скрещивания мы указанной методикой установить не можем). Несомненно для нас, что как «Marquis», так и «Aurora» свойственны одновременно факторы как увеличивающие, так и уменьшающие длину зерна, т. е. ни одна из них не является формой с 0A или с полным набором, так как F_2 и последующие поколения вышли за пределы родительских форм.

Но мы совершенно воздерживаемся от высказывания относительно равноценности или неравноценности однозначных факторов, определяющих различие между исходными формами, считая, что при данном способе анализа, когда мы получаем семьи F_3 сложного разнородного генотипического состава, мы не можем делать каких-либо даже предположительных выводов о характере факторов.

На основании всего вышеизложенного мы приходим к заключению, что методика Филипченко-Лепина в части применения принципа индивидуального испытания потомства F_2 и последующих поко-

лений не приводит, с нашей точки зрения, к желаемым результатам, и те выводы, к которым они приходят на основании своего анализа, кажутся нам не убедительными. Возникает вопрос, рационально ли вести тонкий генетический анализ F_2 и последующих поколений. Нам представляется возможным наметить некоторые иные пути анализа.

Предлагаемая методика

Самым объективным и надежным методом является обратное анализирующее скрещивание с одной из родительских форм, но при предложении пользоваться этим методом мы встречаемся с двумя основными возражениями: 1) весьма редко можно встретить в природе форму с полным набором факторов, или только увеличивающих, или только уменьшающих проявление данного признака (т. е. 0А или 8А по нашему обозначению), и 2) анализирующее скрещивание в большинстве случаев (за исключением выведения крайних форм) ничего не дает для селекции, поскольку все новые гомозиготные комбинации типа $A\ A\ A_1\ A_1\ A_2\ A_2\ a_3\ a_3$ и т. д. не появятся при таком ведении анализа. Учитывая указанные возражения, мы предлагаем методику, которая, как нам кажется, наряду с генетическим анализом дала бы возможность получить ценные с хозяйственной точки зрения растения.

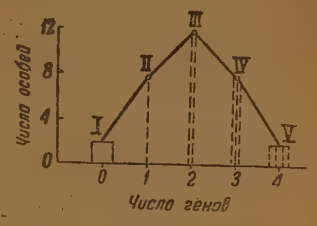
При изложении методики мы разберем два возможных случая, требующих применения различных методов анализа. Один случай, когда родители резко отличаются друг от друга, и другой случай, когда родители различаются мало. Как при анализе методики Филипченко-Лепина, мы разберем теоретический случай наследования числа колосков при тетрамерии, приняв, как и раньше, что растения с 0А вариируют по числу колосков от 11 до 13, прибавление одного А сдвигает кривую на $^1/_2$, следовательно, при 1А мы будем иметь вариирование в числе колосков от $11^1/_2$ до $13^1/_2$ и т. д.

I случай — родители резко отличаются друг от друга

В данном случае нам представляется самым рациональным вести анализ путем применения обратного скрещивания с одной из родительских форм. При полной промежуточности F_1 безразлично, с какой родительской формой скрещивать, так как, как уже указывалось, в данном случае понятия доминантности и рецессивности становятся чисто условными. Предположим, что мы скрестили с формой состава 0А, т. е. с формой, у которой число колосков вариирует от 11 до 13 (Ю. А. Филипченко обозначает особей с малым числом колосков малыми буквами).

Разберем так же детально, как мы это делали с F_2, потомство от скрещивания $F_1 \times P$. На фиг. 3 дана теоретическая кривая по числу генов данного потомства при тетрамерии. Как и в табл. 1, по оси абсцисс отложено число факторов А, по оси ординат — число особей. Прямоугольником показано число гомозигот с 0А. Число пунктирных линий соответствует степени гетерозиготности. Одна пунктирная линия обозначает моногетерозигот, две пунктирных линии — дигетерозигот и т. д. Таблица рассчитана на 32 особи, считая это самым минимальным числом. При этом мы исходим из того соображения, что при тетрамерии, при обратном скрещивании, одна из 16 особей поколения $F_1 \times P$ может быть состава 0А, следова-

тельно, при 32 особях мы можем ожидать появления двух таких особей. При пентамерии у нас появилась бы только 1 особь на 32. Наконец, при гексамерии у нас особь с 0А ожидается в отношении 63:1, и в данном случае, конечно, изучение 32 особей $F_1 \times P$ было бы недостаточным. Ввиду этого, хотя нами и приводится расчет на 32 особи $F_1 \times P$, но лучше получать около 70 таких особей. Вряд ли можно рассчитывать на бо́льшую полимерию, чем гексамерия, почему мы и предполагаем, что 70 особей будет достаточно. Напомним при этом, что число особей, необходимых для получения форм с 0А при обратном скрещивании, возрастает по формуле 2^n, а при F_2 по формуле 4^n, поэтому в F_2 при тетрамерии мы имеем отношение 255:1, при пентамерии 1023:1 и при гексамерии 4095:1. При анализирующем же скрещивании, как уже указывалось, при тетрамерии мы имеем соответственно отношение 15:1, при пентамерии 31:1, при гексамерии 63:1.



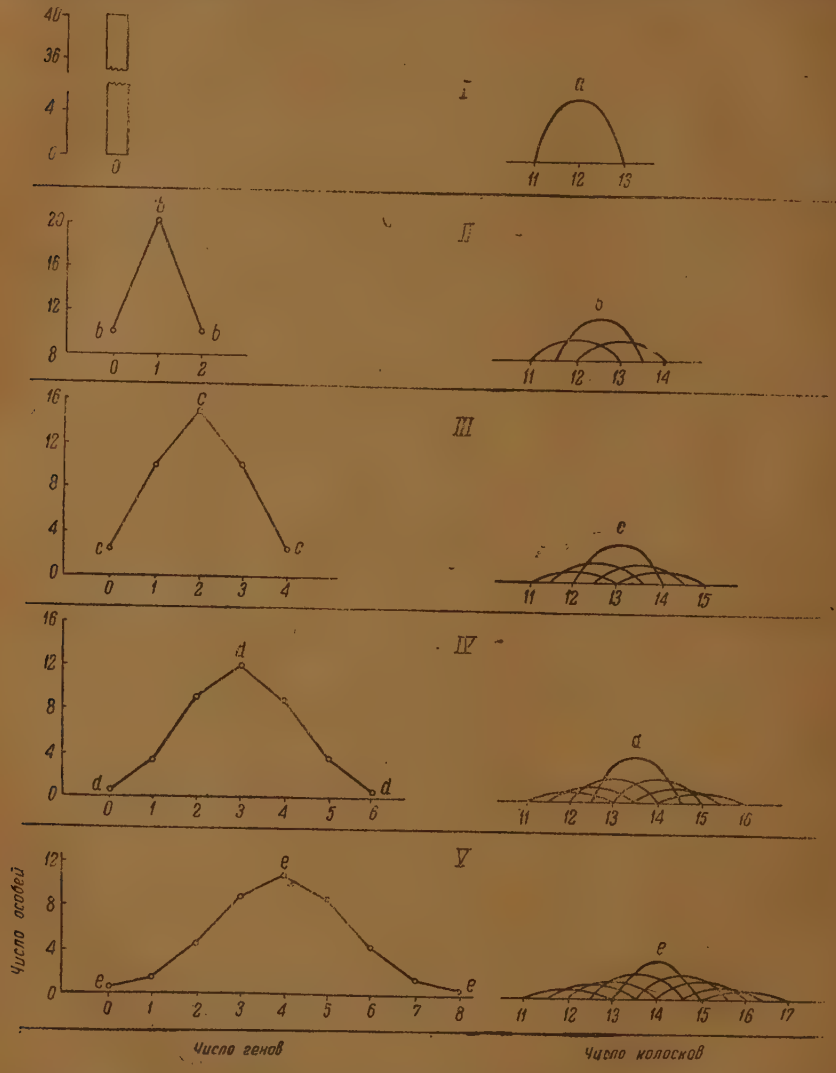
Фиг. 3

Кривая $F_1 \times P$ при тетрамерии. Квадрат — особи с 0А. Пунктирные линии — гетерозиготы. Одна пунктирная линия — моногетерозиготы; две — дигетерозиготы и т. д.

Большая вероятность появления форм 0А при малом числе особей и является отправным пунктом анализа. Получение такой формы на определенное число особей потомства $F_1 \times P$ дает нам объективный критерий для суждения о степени полимерии. Проверить такие формы в последующих поколениях, поскольку они должны быть гомозиготными, не представляет затруднения. На фиг. 4 слева приведены теоретические кривые семей по числу генов А, являющихся потомками растений $F_1 \times P$ с соответствующим числом генов. Справа, как и в табл. 2, мы попытались представить указанные кривые в виде суммы фенотипических кривых. Анализируя по следующему поколению семью предполагаемого потомства с 0А, мы можем ограничиться анализом небольшого числа растений и притом только из правой части кривой (фиг. 4), так как левая часть и в случае расщепления даст растения с 0А; вероятность напасть на гетерозиготу, если исходное растение было не 0А, а с 1А, очень большая.

При индивидуальном изучении по потомству всех растений $F_1 \times P$ мы получили бы семьи, которые являлись бы результатом расщепления указанных растений (не считая особей I группы с 0А), причем гетерозиготы одной и той же группы дали бы семьи с одинаковой сложностью расщепления; например, все растения III группы будут расщепляться по типу тримерии, а не как при изучении F_2, когда часть одной и той же группы растений F_2 является гомозиготами, другая часть — дигетерозиготами и т. п. В данном случае разбивание семей данного поколения на группы было бы более обосновано, причем суждение о числе групп и, следовательно, генов исходило бы из подсчета числа особей состава 0А, появившихся на определенное число особей, а не из субъективной разбивки семей на группы. При полной равноценности однозначных факторов мы должны получить при тетрамерии 5 групп особей. I группа — потомки гомозигот — дадут семьи, вариирующие от 11 до 13 колосков (см. фиг. 4), II группа — потомки моногетерозигот, которые могут вариировать от 11 до 14 колосков, III группа — дигетерозигот с возможным вариированием от 11 до 15, IV группа — тригетерозигот с вариирова-

нием от 11 до 16 колосков и V группа — тетрагетерозигот с варьированием от 11 до 17 колосков. Поскольку указанные группы семей различаются только по одной стороне вариационного ряда, другая же



Фиг. 4

Слева — кривые по числу генов А семей, потомков отдельных особей $F_1 \times P$. Справа — их возможное фенотипическое проявление. Римскими цифрами отмечены группы семей, соответствующие группам особей по числу генов А в скрещивании $F_1 \times P$

сторона для всех одинакова, может быть, и можно было бы уловить разницу в группах, усилив анализ по потомству растений, входящих в правую часть кривой исследуемой семьи. Возможно, что при таком методе анализа можно будет сделать заключение и

о равноценности или неравноценности генов. При полной равноценности при тетрамерии мы должны иметь 5 групп семей, но мы сомневаемся, удастся ли эти группы различить. Особенный же интерес, с нашей точки зрения, представляет собой потомство растений из $F_1 \times P$ с 1А. Если гены неравноценны, они дадут в потомстве неоднородные семьи, если же они равноценны, то потомство их будет однородно, и при 32 особях $F_1 \times P$ такого типа однородных семей можно получить 4. Для определения степени полимерии не требуется измерения полностью всех 32 семей потомков растений $F_1 \times P$, достаточно полностью измерить те семьи, которые смогут оказаться состава 0А, но при желании глубже вникнуть в природу полимерных факторов, естественно, необходима полная биометрическая обработка и дальнейший анализ в следующем поколении и предполагаемых семей с 1А. При этом мы частично сталкиваемся с теми же трудностями, как и при анализе F_4 по методу Филипченко-Лепина, с той только разницей, что данные семьи будут однородны по группам и вследствие этого анализ их будет проще.

Таков был бы ход анализа, если бы одна из родительских форм действительно была состава 0А, но нам представляется возможным вести анализ указанным способом и в том случае, если одна из родительских форм не будет иметь 0А. Предположим, что одна исходная форма имеет генотипический состав $A\ A\ A_1\ A_1\ A_2\ A_2\ a_3\ a_3$, а другая $a\ a\ a_1\ a_1\ a_2\ a_2\ A_3\ A_3$. При скрещивании $F_1 \times a\ a\ a_1\ a_1\ a_2\ a_2\ A_3\ A_3$ мы получим кривую следующего состава:

Число генов А в зиготе	5 4 3 2 1
Число особей с определенным числом генов	1 4 6 4 1

Интересной для нас формой будет растение с 1А. Такое растение может выйти за пределы родительского вариационного ряда, а главное, расщепляясь в отношении 1:2:1, даст семью, уже, несомненно, выходящую по средним величинам и по пределам колебания за пределы родительской формы, причем появление таких особей можно ожидать в отношении 30:2. Другой ведущей для нас формой будет растение с 2А состава $a\ a\ a_1\ a_1\ a_2\ a_2\ A_3\ A_3$, т. е. гомозиготные растения родительского типа, сходство потомства которого с исходной формой может быть легко проверено в следующем поколении, и вероятность появления такого растения так же выразится отношением 30:2. Судить о равноценности или неравноценности генов будет в данном случае значительно труднее, поскольку у нас не будет таких удобных форм, как в первом случае, являющихся комбинациями малых а с одним из А.

Поскольку данная методика действительно ничего не дает для селекции, мы считаем необходимым параллельно с постановкой обратного скрещивания получить большое число растений F_2, не менее 2 000 растений, чтобы ускорить появление всех желаемых комбинаций, но из этого вовсе не следует, что все 2 000 растений F_2 должны быть измерены. Количество особей, которые необходимо измерить, будет определяться характером нарастания кривой F_2. Если кривая примет характер нормальной биномиальной кривой, то измерения можно прекратить, если же она будет продолжать сохранять характер ломаной кривой, то измерение нужно продолжать, может быть, даже исчерпав все полученные растения F_2, так как это будет указывать на большую полимерию, и вероятность появления желаемых комбинаций будет незначительна. Далее важно получить как можно больше семей F_3, потомков отдельных растений F_3, преиму-

щественно крайних. Нам представляется, что если бы оказалось необходимым по ходу нарастания кривой измерить все 2000 растений, то желательно получить около 500 семей F_3. Если измерение F_2 было прекращено при меньшем числе особей, соответственно может быть уменьшено и число семей F_3. Полученные семьи F_3 тщательно просматриваются и часть из них анализируется согласно указанному выше приему (измеряются растения самым большим и самым мелким колосом в семье). Интересные с селекционной точки зрения семьи измеряются полностью и выбираются растения для проверки их по F_4 и, если нужно, по F_5 и т. д.

Нам представляется, что такой анализ F_2 не будет слишком трудоемким и, вместе с тем, позволит ускорить селекцию желаемых сортов.

II случай—родители мало различаются

В таком случае основной целью будет получить особей с 0А или с 8А. В данном случае применять обратное скрещивание, само собой разумеется, бессмысленно. Ввиду этого мы предлагаем, как и в первом случае, получить большое F_2 и проанализировать его вышеуказанным способом. Из крайней семьи F_3 выбрать для посева крайние растения и потомство их использовать в качестве анализаторов, т. е. скрестить F_1 с потомком крайнего растения крайней семьи F_3 и повести дальше анализ тем же методом, как нами было подробно разобрано для I случая. Наметившиеся интересные с селекционной точки зрения семьи F_3 анализируются в следующих поколениях. Затруднением по сравнению с первым случаем является тот факт, что семья F_3, из которой выбирается растение в качестве анализатора, может еще быть гетерозиготной, поэтому важно скрестить F_1 с одним растением F_4, причем желательно выбрать куст с большим числом колосьев, чтобы получить возможно большее количество гибридных семян. В данном случае уже характер кривой F_2 и выбранных семей F_3, по сравнению с родительскими формами, укажет намечающуюся полимерию. Возможно, что в некоторых, наиболее простых случаях можно будет ограничиться даже анализом 24 растений, полученных от скрещивания F_1 с предполагаемым растением с 0А.

В приведенном нами первом случае, когда родители резко различаются, единственным затруднением является необходимость, кроме получения F_2 путем самоопыления растений F_1, ставить еще скрещивание $F_1 \times P$. В остальном анализ скорее упрощается, чем усложняется, и ускоряется получение селекционно-ценных форм.

Во II случае, когда родители мало различаются, анализ затрудняется необходимостью получения растений F_1 одновременно с растениями F_4 для скрещивания $F_1 \times F_4$; кроме того, анализ значительно затягивается, но, по нашему мнению, он настолько выигрывает в ожидаемых разультатах, что это не делает данную методику неприемлемой. Возможно, что существуют еще другие пути анализа, не учтенные нами, но пока предлагаемая нами методика представляется нам единственно возможным методом, который позволил бы глубже проанализировать природу полимерных факторов.

Но, конечно, только проверка на практике покажет, насколько приемлема данная методика.

При разработке методики изучения наследования количественных признаков у животных на дрозофиле [Р. А. Мазинг ([3])] было установлено, что обратное скрещивание с последующим индивидуальным

анализом мух из $F_1 \times P$ путем повторного скрещивания с Р, взятого в качестве анализатора, является единственно возможным продуктивным методом анализа. Подобный же индивидуальный анализ $F_2 \times P$ оказался слишком трудоемким даже для дрозофилы, не говоря уже о полной невозможности применять его при работе с другими животными.

Пользуюсь случаем выразить свою искреннюю благодарность проф. А. П. Владимирскому за помощь и ряд ценных указаний при редактировании данной работы.

Лаборатория генетики.
Петергофский биологический институт.

Поступило
9. IV. 1937

ЛИТЕРАТУРА

[1] Лепин Т. К., Наследование количественных признаков у твердых пшениц. I. Наследование длины чешуи в скрещиваниях *Triticum polonicum* L. × *Triticum durum* Desf. «Изв. Бюро по генетике», № 7, 1929.
[2] Лепин Т. К., Наследование количественных признаков у твердых пшениц. II. Наследование длины зубца в скрещиваниях. «Изв. Бюро по генетике», № 8, 1930.
[3] Мазинг Р. А., Наследование количественных признаков в мухе *Drosophila melanogaster*. Труды Ленингр. о-ва естествоиспытателей, т. LVIII, вып. 2, 1928.
[4] Филипченко Ю. А., О мнимых случаях простого расщепления, «Изв. Бюро по генетике», № 6, 1928.
[5] Филипченко Ю. А., Генетика мягких пшениц, Ленсельхозгиз, 1934.
[6] East, A mendelian interpretation of variations that is apparently continuous, Amer. Nat., 44, 1910.
[7] East, Studies on size inheritance in Nicotiana genetics, 1916.
[8] Green, Linkage in size inheritance, Amer. Nat., 65.
[9] Lindstrom, Hereditary correlation of size and color characters in tomatoes, Yowa Agric. Exp. Sta. Res. Bull., 93, 1926.
[10] Lindstrom, Linkage of size, shape and color genes in Lycopersicum, Ztschr. in d. Abst. Vererbl. Supplement band II, 1928.
[11] Punett and Bailey, On inheritance of weight in poultry, Journ. Genet., vol. 4, 1, 1914.
[12] Serebrovsky A. S., An analysis of the inheritance of quantitative transgressive characters, Ztschr. ind. Abst. Verebl., Bd. XLVIII, H. 2, 1928.

R. A. MASING. METHODS OF STUDYING THE INHERITANCE OF QUANTITATIVE CHARACTERS

(In self-pollinatey plants)

SUMMARY

The study of the inheritance of quantitative characters involves a great many difficulties and consequently the progress so far made in this field is rather poor.

The main difficulty that has to be encountered is that every individual has to be analysed not only as a separate individual (as it has in studying qualitative characters) but also as a representative of a population (even though it be a pure line) characterized by a certain type of distribution of frequencies of occurrence of variations in the characters studied. Every class appearing in the course of segregation is always a population, often with a very complicated genotypical composition. Inasmuch as apparent, constant intermediate inheritance of quantitative characters has been observed quite frequently, there

has existed a tendency to regard quantitative characters as having a special type of inheritance, different from the Mendelian scheme. At present it may be considered to be proved that quantitative characters are inherited in exactly the same way as quantitative characters, although the research methods their study involves are quite different.

It is due to the difficulty described that special methods have to be developed for studying the inheritance of quantitative characters.

The development of such methods is especially urgent, considering quantitative characters from the majority of characters having any economic importance.

There are the different principles on which the development of these methods may be based.

According to one of these principles [Lindstrom ([9, 10]), Green ([8]) etc.], a quest is made with the purpose of finding qualitative characters linked with the quantitative characters studied.

The other principle suggested by J. A. Philiptchenko is a thorough and detailed analysis of inheritance by means of comparative or cyclic crosses and also by means of testing the progeny (F_2 and subsequent generations) individually.

J. A. Philiptchenko was the first to develop special methods for the study of the inheritance of quantitative characters.

The method of comparative crosses as well as a number of suggestions concerning some other methods made by J. A. Philiptchenko, has been fully adopted by the author. There are, however, a number of difficulties arising in connection with the method of testing the progeny individually, although there can be no doubt about its importance.

This work has been undertaken with the purpose of investigation into the methods developed by Philiptchenko and Ljepin, the author being interested in methods of studying the inheritance of quantitative characters. For this purpose an analysis of F_2 and of subsequent generations of hybrids obtained from the cross of two varieties of soft wheat «Marquis» and «Aurora» (from the unfinished work of S. A. Philiptchenko) has been carried out.

The method of Philiptchenko and Ljepin

The application of the principle of testing the progeny individually requires but a small number of plants (100—200) in F_2 the progeny of as great a proportion of them as possible having to be examined in the third generation.

The most interesting F_2 individuals (for the most part the extreme ones) are selected for individual tests. The grains from the plants chosen are sown individually on separate plots. Every plot contains one F_3 family. The number of F_2 plants whose progeny is analysed in F_3 varies in different papers previously published from 20 to 40. After the plants are measured a statistical analysis of the data is made for every family.

The third generation (after the statistical analysis is completed) is divided into a number of groups of families, each group being more or less uniform.

According to the opinion of Philiptchenko and Ljepin these classes correspond to the different F_2 classes possessing the same numbers of multiple factors respectively. (See p. 428 of the Russian text). Each F_3 class is tested in F_4 by sowing the seeds of 2—4 plants from each

of the families tested. If necessary the F_4 families are tested in F_5 etc. On the basis of the number of classes finally established the number of multiple factors involved in the cross is estimated. The number of genes should be one less than the number of groups. Every hybrid generation is compared to the parental forms sown at the same time [see Philiptchenko (5)].

At the present time this method is extensively used by T. K. Ljepin.

Discussion of the method

An analysis of a theoretical case of tetramery will make evident the difficulties encountered in applying this method which in our opinion make it inapplicable. Let it be supposed that the character studied is the number of spikelets in two varieties of wheat, the difference in the number of spikelets between the two varieties depending on the polymeric factors A. Let it be supposed further that one of the parental forms has eight A factors (8A), while the other has only their allelomorphs a (0A)*.

For the sake of simplicity, let it be supposed that all the polymeric factors are absolutely equivalent; that the number of spikelets in 0A plants varies from 11 to 13; that the addition of one A factor shifts the curve by one half, i. e. in the plants with the formula 1A the number of spikelets varies between $11^1/_2$ and $13^1/_2$ etc.

In the case of four multiple factors all the F_2 classes can appear in the course of segregation only if the number of F_2 individuals is at least 256. Fig. 1 (see the Russian text) shows the distribution curve of the F_2, the number of F_2 individuals being 128 ($n = 128$), which is one half of 256. It is obvious at a glance how complicated is the composition of F_2. Every group, beginning with the III-rd and up to the VII-th group inclusive, not only contains individuals with complicated genotype but also includes individuals with different genotypes. Consequently F_3 groups, which, according to Ljepin, should contain definite numbers of genes, actually include families with different genotypes (see Fig. 2, Russian text), the probability for a homozygous F_2 plant to be selected and planted being very small (see Fig. 1, Russian text). The assumption made by Ljepin, that every F_3 family possesses a certain definite number of genes corresponding to that of its F_2-parent, is, therfore, obviously illegitimate and consequently the subjective biassed division of F_3 into groups has no theoretical grounds. Had the number of F_3 families studied been greater, there would have been a continuous series with gradually increasing value of the character from the family with the smallest to the family with the greatest value of the quantitative character.

As it has been shown, the genotypical composition of most F_3-families is very complicated and considering its complicacy it is quite obscure what judgement can be made about the genotype of the F_3 family on the basis of the analysis of F_4 obtained from 2—4 plants from this F_3-family.

A conclusion must therefore, be drawn that no information can be obtained from the analysis of F_2, F_3 etc. by means of the method des-

* The symbol 0A is used for the sake of briefness to denote the genotype containing only allelomorphs of the factors A. In this particular case 0A denotes 8a, just as the symbol 1A would denote Aa a_1a_1 a_2a_2 a_3a_3 etc.

cribed either about the number of genes involved in the segregation or, by any means, about equivalence or non-equivalence of multiple factors.

The author's own data

This work was started with the second generation that has not yet been analysed from the cross *Tr. vulgare* var. *lutescens* All. «Marquis» × *Tr. vulgare pseudo-hostianum* Flaksb. «Aurora» obtained in the unfinished work started by the late prof. J. A. Philiptchenko. It was kindly placed at our disposal by T. K. Ljepin.

The work was deliberately limited to the analysis of only one cross for the sake of thoroughness of the analysis.

The characters studied were the length of the spike, the number of spikelets, the length and the width of the grain. One spike was taken for measurements in every plant always the best developed one.

The inheritance of the length of the grain is taken as an example, being the least variable character, but any statement about this character that will be made further can be generalized with respect to all other characters. The F_4 has been analysed in great detail with respect to the length of the grain and to the number of spikelets.

According to the unpublished data of J. A. Philiptchenko the F_1 was intermediate with respect to all the characters studied. The F_2-plants (163 in number), received by the author from T. K. Ljepin in 1932, were the initial material for further studies.

The parental forms sown at the same time as the F_2 at the Peterhof Biological Institute and also given to the author by T. K. Ljepin were used as the control.

All the plants received were measured and statistical analysis of the data of measurements was made (see table 3 Russian text).

All the 163 plants were planted individually at the Peterhof Biological Institute the same year (1932).

Were the grouping method used by Ljepin to prove correct, the groups should have been distinctly differentiated in the course of testing the progeny of all the F_2 plants individually. If however the author's own theoretical considerations described above were true, the increase of the value of the character from the family with the smallest value to that with the greatest value would be quite gradual.

All the families in the progeny of the extreme plants and part of the famlies in the progeny of the average plants were measured in full. It proved quite sufficient to measure 100 families to show the gradual increase expected of the mean value expected. The rest 63 families were measured in part, which was sufficient to show that they would fall somewhere near the middle of the table 2 (see Russian text).

By measuring in part it is meant that one or two plants with the best developed spike and one or two with the small spike were measured as samples representative of the family.

Such selection of samples and even approximate eye-measurements seem to be very important as one of the methods making possible to examine large numbers of families.

It is essential to be able if necessary to measure every plant in the progeny of any F_2-plant and for this purpose all of them should be planted, but that does not mean that it is always necessary to measure actually all the plants in the progeny.

The data of measurements of the length of grains in 40 F_3-families are tabulated in the table 2 (see Russian text). These data show the striking graduality of increase of the mean grain length values in different families. The data of measurements of 60 families that have not been tabulated are distributed more or less evenly among the 40 families that have been tabulated and do not form any significant crowdings anywhere. The only leap in the mean value of the grain length observed is between the family № 138 and the family № 162 (see table 4). The difference between the means in these two families is even statistically significant, but so far as this is but a solitary instance, it is probably due to chance.

Thus, in our opinion, there have differentiated no distinct groups and the data are in full agreement with the assumption that the families from different «groups» form one continuous series with a gradually changing characterstic.

The only conclusion that might be drawn on the basis of the analysis of the F_2 and of the F_3 would be that neither «Marquis» nor «Aurora» possess either a full set of factors denoted by capital letters or a full set of factors denoted by small-letter symbols, for the range of variation both in the F_2 and in the F_3 is much wider than that in the parental generation.

The analysis of the F_4 pursued two objects: one was to find to what extent would the inference about the F_3 families, drawn on the basis of studying the progeny of 2—4 plants from each family, be legitimate; the second object was to see whether there would appear any families in the F_4, whose means and extreme variations would be beyond the limits of the range of variation of the F_3-families. For this purpose the progeny of 14 F_3-families has been thoroughly examined.

Let us take for instance the analysis of the progeny of the F_3 family № 137. Eighteen plants from this family were taken for individual analysis. The figures in brackets under those showing the class frequencies distribution in the family № 137 (see table 2) indicate the numbers of plants from the corresponding classes taken for analysis. In the table 3 (see Russian text) there are shown the most interesting F_4 families derived from the family № 137. All of the eighteen families were thoroughly examined and seven of them, which were found to be the most interesting, were measured in full (see table 3).

The most typical for the family № 137 were the families № 137-17 and № 137-2. Fifteen families (of the total number of 18) proved to be of this type. They included the descendants of three plants out of four having the maximal grain length of 7.1 mm and one descendant of the plant with the grain length equal 6.3 mm. Three families out of eighteen, however, have clearly shown that fifteen families just mentioned do not exhaust all the diversity of the family № 137. They have displayed a distinct shift towards the increase of grain length, although only one family has descended from the plant with the maximal grainlength of 7.1 mm.

The example described corroborates our opinion about the impossibility to draw any inference about the F_3 families on the basis of the analysis of the progeny of 2—4 plants. So far as the range of variation is concerned, it was found to increase in the direction of the greater size of the grain but not in the direction of smaller size. Inasmuch as not a single plant out of 163 possessed a complete set of factors denoted by small or capital letters, the number of multiple factors involved is evidently very great.

On the basis of these results a conclusion is drawn that other methods should be used for the thorough analysis of multiple factors.

It seems possible to make some suggestions concerning the changes in the methods of analysis.

The method proposed

The most reliable and objective method is the back-cross, but this method has two principal disadvantages:

1) Individuals homozygous with respect to all the allels denoted either by the same small letter or by the same capital letter, are extremely rarely met with in nature. 2) Back crosses in most cases contribute nothing to the practical requirements of selection. Considering these disadvantages it was found necessary to propose such a method which besides the solution of genetical problems seem to make it possible to obtain in course of research-work specimens of plants valuable from the economic point of view.

A theoretical example of the inheritance of the number of spikelets in case of four multiple factors is discussed as it has been done before in analysing the methods of Philiptchenko and Ljepin.

It is assumed again that in the plants with the genotype 0A the number of spikelets varies from 11 to 13 and that every dominant allel introduced into the genotype causes the increase of the number by one half, i. e. in the plants with the genotype 1A the number of spikelets would vary from $11^1/_2$ to $13^1/_2$ etc.

The two possible cases discussed below require different methods of analysis.

The first case: the parental forms distinctly differing from each other. In this case the expedient method of analysis would be the back-cross. Let us suppose that the F_1 has been crosses back to its 0A parent form 0A with the number of spikelets varying from 11 to 13.

The theoretical curve of the distribution of frequencies of different genotypical classes in the progeny from this cross ($F_1 \times P$) is shown in the Fig. 3 and 4 (see Russing text).

The curve has been figured out for 32 individuals on the assumption that one out of 16 individuals in the progeny obtained from the cross $F_1 \times P$ would have the genotype 0A, but it is desirable of course to obtain about 70 individuals in the progeny from the $F_1 \times P$ cross. It should be kept in mind that the minimal number of individuals necessary for obtaining the genotype required is the function determined by the formula 2^n in case of back cross $F_1 \times P$ (n being the number of characters, by which the parents differ from each other) and by the formula 4^n in F_2 obtained from $F_1 \times F_1$ cross. Thus a relatively high probability of occurrence of plants with the genotype 0A or 8A, the number of individuals in the progeny being small, is the most important advantage on which the method proposed is based.

The frequency of occurrence of such plants in the progeny from the cross $F_1 \times P$ is the objective criterion for estimating the number of multiple factors. There should be no difficulty in testing such forms by means of analysing their progeny, so far as thex must be homozygous.

It seems possible that this method of analysis could be applied to these cases when one of the parental forms would have the genotype:

a a, a_1 a_1 a_2 a_2 A_3 A_3, which is most frequently met with in practical work. In the progeny of the crossing $F_1 \times P$ the distribution would be as follows:

The number of multiple genes A in the zygota:	5 4 3 2 1
The frequencies of occurrence of individuals with different numbers of multiple genes A:	1 4 6 4 1

Very interesting is the plant with the genotype 1A, the variation in which might extend beyond the range of variation in the parental forms. The ratio of the classes appearing in the progeny of this form as a result of segregation would be 1 AA: 2 Aa: 1 aa. The most important point is that the individuals with the genotype 0A (8a) could thus be obtained. The probabilities of occurrence of 1A individuals in the progeny from the $F_1 \times P$ cross is $\frac{1}{16}$ the ratio in case of 32 individuals thus being 2 : 32.

Another important form would be that of the parental type, i. e. aa a_1a_1, a_2a_2, A_3A_3. The identity of its genotype to that of the parental form could be verified in the next generation, both being homozygous. It would be much more difficult however to judge about equivalency or non-equivalency of the genes.

So far as this method contributes nothing to the requirements of selection it is considered necessary besides the back-cross to obtain a numerous F_2 of no less than 2000 plants in order to make more probable the occurrence of the combination required, it would not always be necessary to measure all the individuals in the F_2.

The number of individuals that would have to be measured would be determined by the type of the distribution curve shown by first measurements.

Were the distribution to prove after these first measurement to be normal (binomial), no more measurements would have to be made. Were it to after remain after many measurements an irregular zigzag, it would be necessary to continue the measurements until perhaps even all the F_2 plants were measured.

It is important next to obtain as many F_3-families (descendants of individual F_2 plants, for the most part of the extreme ones), as possible (about 500 families if 2000 F_2 many plants were measured). All the F_3-families obtained should be thoroughly examined and the most interesting of them should be measured. Plants should be selected that are to be tested in the F_4 and F_5 etc.

The second case: The parental forms differs from each other but slightly. In this case the back-cross is of no use. It is suggested to obtain a numerous F_2 which should be analysed in the same way as it has been described for the first case. The extreme plants from the extreme F_3-family should be used as analysers, i. e. the F_1 plants should be crossed to a descendant of the extreme individual from the extreme F_3-family and further analysis should be continued as described for the first case. The difficulty that did not exist in the previous case is the fact that the F_3-family from which the analyser — plant would be chosen might still be heterozygous. It is important therefore to cross the F_1-plants to only one F_4-plant.

In the first case the only difficulty would be the necessity to make the cross $F_1 \times P$. In all the others respects the analysis would be rather simplified in comparison with the method of Philiptchenko and Ljepin

and it would be possible to obtain in shorter time the forms valuable from the standpoint of selection purposes. In the second case the analysis is complicated by the necessity of repeating the cross $P \times P_1$ for obtaining the F_1 and the F_4-plants at the same time and besides that the analysis takes longer time, but in our opinion it has so great advantages with respect to the results expected that these disadvantages do not make the method proposed inadmissible.

It has been established by the author (see R. A. Masing, [3]) in the course of the development of the methods studying the inheritance of quantitative characters in animals (with *Drosophila melanogaster*) that the back-cross ($F_1 \times P$) with the subsequent individual analysis of the flies resulting from this cross by means of the repeated crossing to P, taken as the analyser, is the only possible efficient method of analysis.

The similar individual analysis of F_2 by means of crossing to P has proved too much laborious even in case of *Drosophila* being of course absolutely inapplicable to other animals.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Т. Т. ДЕМИДЕНКО и Г. Р. МАРТЫНОВА

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ЧАСТОТЫ И ГЛУБИНЫ РЫХЛЕНИЯ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Выращивая свеклу при различных градациях влажности, а следовательно, при различном соотношении между водой и воздухом в почве, авторы показали, что растения дают наибольший урожайный эффект при соотношении между водой и воздухом, равном единице. Так как корневая система сахарной свеклы потребляет значительное количество кислорода в процессе роста, то при частом и продолжительном аэрировании питательного раствора она значительно повышает урожай под влиянием широкого и свободного доступа кислорода к корням.

Рыхление с постепенным углублением почвы, с последующим удалением от рядка, является более эффективным, чем рыхление, производимое на одну и ту же глубину. Преимущество углубляющегося рыхления перед постоянным заключается в том, что при глубоких мотыжениях уничтожается внутренняя корка, которая влияет отрицательно на газообмен, на урожай корня свеклы и его форму.

Наряду с питательным и водным режимом на урожай сахарной свеклы оказывает большое влияние также и воздушный режим, так как корневая система свеклы потребляет в процессе дыхания значительное количество кислорода. Поэтому свекла предъявляет высокие требования к аэрации почвы, которая в свою очередь зависит от механического и химического состава почвы, частоты и глубины рыхления. Корневая система ее в целом на грамм сухого вещества потреляет меньше кислорода, чем главный корень.

Дыхание корневой системы зависит от внешних и внутренних факторов. К внешним факторам относятся температура, свет, давление, кислород в окружающей среде, концентрация питательных веществ. К внутренним факторам относится возраст, сорт. В молодом возрасте интенсивность дыхания у свеклы выше, чем в более позднем. Стоклаза ([6]), изучая интенсивность дыхания свеклы, нашел, что она на 100 г сухого вещества в 1 час при 25° продуцировала следующие количества CO_2:

Возраст дней	Выделено CO_2 мг
25	543,6
50	175.78
75	52.09
Еще старше	31.00

Наиболее высокую интенсивность при дыхании проявляет у свеклы головка, меньше шейка и слабее всего собственно корень.

1000 г свеклы в 1 час продуцируют следующее количество CO_2 (в мг):

Головка		45.1	
Шейка		38.3	
Корень:	Средняя	21.9	25.45
	Нижняя	28.6	
	Кончик	25.4	

Выше было указано, что свекла потребляет значительное количество кислорода в молодом возрасте, когда процессы фотосинтеза, а следовательно, и роста протекают внутри растения наиболее интенсивно; поэтому вся работа по уходу за свеклой должна быть направлена на создание в окружающей среде таких условий, при которых в почве происходил бы непрерывный газообмен с притоком достаточного количества кислорода, необходимого для дыхания корней.

В свое время Кудрявцевой (4), проводившей опыты в стерильных условиях, доказано, что многие культурные растения проявляют большую жадность к кислороду и быстро погибают при его недостатке от избытка углекислоты, который отравляет корневую систему.

Несколько позже нами испытывалось отношение ряда культур к содержанию кислорода в питательной среде (2).

В результате этих исследований удалось показать для злаковых культур, что в более позднем периоде с появлением соломины растения могут развиваться при самых плохих условиях газообмена питательного субстрата, а кукуруза даже при заливке почвы водой до 200% от полной влагоемкости и наличии пленки, составленной из парафина, вазелина и канифоли, развивалась и не погибала, так как корни ее, повидимому, получали кислород через надземный аппарат, откуда он проникал в самые отдаленные точки корня.

Что же касается бобовых и клубне-корнеплодов, то уже при повышенной влажности почвы они начинают страдать от недостатка кислорода, а затем через несколько дней погибают. Особенно болезненно реагировали на недостаток кислорода в почве картофель и сахарная свекла, что, повидимому, объясняется повышенным требованием к этому фактору жизнедеятельности и особой чувствительностью их к избытку CO_2 в питательном субстрате.

Так как в 1936 г. мы провели ряд опытов по изучению потребности свеклы в кислороде, пытаясь дать обоснование ряду агротехнических процессов, применяемых при культуре сахарной свеклы, то первое описание опытов мы начнем с рассмотрения тех результатов, которые характеризуют влияние соотношения между водой и воздухом в почве на развитие и урожай сахарной свеклы.

Этот опыт мы развернули в сосудах на 15 кг абсолютно сухой почвы, обеспечив растения достаточным количеством NPK, а также B, Mn, Cu, Fe. В чистоте опыт можно было провести, организовав автоматическую поливку и установив постоянное соотношение между поступлением воды и транспирацией в течение рабочего времени. К сожалению, по техническим условиям, нам пришлось ограничиться не автоматической подачей воды растениям, а поливкой, которая производилась 12 раз в сутки, каждый раз не допуская разрыва в сторону уменьшения между принятой и «рабочей» влажностью больше 3%. Градации влажности были взяты такие: 30, 50, 60, 90% от полной влагоемкости. Результаты представлены в табл. 1.

Таблица 1

Влияние различного соотношения между водой и воздухом в почве на урожай и состав сахарной свеклы

Схема опыта (градации влажности), в %	Урожай (в г)				% сахара	% коллоидов в 100 см³ сока	Транспирац. коэффиц.	% общего азота	% вредного азота	Вязкость	Поверхностное натяжение	Пероксидаза на 1 г сухого вещества	Каталаза на 1 г сухого вещества
	корней		листьев										
30	159	25	147	45	18.4	0.4732	204	1.7432	0.4376	2.4261	63.11	39.52	0.6237
50	546	100	322	100	18.0	0.4238	299	1.2885	0.4134	2.2176	64.14	30.18	0.6496
60	528	96	305	94	17.5	0.3967	425	0.9010	0.3785	2.1877	65.91	29.3	0.6537
90	469	87	277	86	17.2	0.3872	467	0.8561	0.2961	2.1211	70.11	27.4	0.9282

Нами в свое время было показано, что свекла, выращиваемая при различных градациях влажности, при 60% от полной влагоемкости дает самый высокий урожай, причем снижение влажности вызывает меньший отрицательный эффект, чем возрастающие величины. Такая кривая урожайности в зависимости от влажности получилась благодаря температуре, ветру и числу ежедневных поливов. Что же касается приведенных результатов, то здесь урожайный оптимум находится при 50% от полной влагоемкости, так как более высокая влажность уже действует несколько угнетающе на развитие растений вследствие того, что аэрация почвы происходила слабее и растения испытывали недостаток в кислороде и угнетение от выделяемой корнями CO_2.

Точно так же низкая влажность почвы действовала неблагоприятно на развитие свеклы, так как растения испытывали недостаток не в кислороде, а в воде, потому что, хотя поливка каждого производилась через каждые 15 минут, тем не менее растения при низкой влажности испытывали значительную потребность во влаге ввиду мощного их развития и выработки ксероморфной структуры. При 90% от полной влагоемкости свекла во всех случаях дала урожай ниже, чем при 50 и 60%; при этом корни имели реповидную форму со слабо развитой корневой сеткой. Это происходило вследствие: 1) недостатка кислорода и 2) избытка углекислоты. При 50% свекла дала самый высокий урожайный эффект, так как растения имели в оптимуме влагу и кислород и достаточно совершенную аэрацию питательного субстрата, что положительно отразилось на росте и форме корней, которые здесь имели правильную, вытянутую коническую форму.

Выращивая свеклу при 60% с колебанием влажности в сторону уменьшения на 3% против установленной вначале величины, мы получили также белые, правильной формы корни с богатой корневой прядью, но урожай был ниже, чем при 50%, вследствие того, что корни испытывали недостаток в кислороде. Кроме того, на них оказывала частично отрицательное влияние углекислота, накопившаяся в среде и удерживаемая адсорбционными силами воды.

Выращивая свеклу при 30% влажности, снабжая ее недостаточным количеством воды, мы получили самый низкий урожай.

Анализируя результаты по урожайности свеклы в зависимости от различного соотношения между водой и воздухом, укажем на следующие моменты: 1) оптимальное соотношение в почве между водой

и воздухом для свеклы равно единице, так как при этих условиях свекла, которая жадно реагирует на достаточное содержание кислорода в субстрате, дает самый высокий урожай корня; 2) отклонение вправо или влево от вершины кривой, лежащей при 50% влажности, действует неблагоприятно в силу двух причин: при низкой влажности урожай понижается, вследствие недостатка влаги для корней, а при высокой — в силу ограниченного доступа воздуха, из компонентов которого наиболее ценным является кислород.

Урожай листовой массы увеличивается в соответствии с повышением влажности. Наряду с весовым учетом листвы нами была определена величина листовой поверхности у свеклы перед уборкой. Влажность и воздух сказались определенным образом на величине ассимиляционного аппарата: с повышением влажности в почве увеличивается листовая поверхность, вследствие того, что растения, имея большие резервы воды в почве, которая угнетала развитие корневой системы, выбрасывали ее через листовой аппарат, усиливая мощное его развитие. С понижением влажности ассимиляционная поверхность уменьшается.

Так как в течение всего периода вегетации мы тщательно учитывали количество транспирируемой растениями воды, то это дало нам возможность определить транспирационные коэффициенты при различных градациях важности. Как и следовало ожидать, при 90% влажности растения потребляют на синтез единицы сухого вещества больше воды, чем при более низких градациях влажности. При 60% влажности они использовали воды меньше, чем при 90%, при 50% меньше, чем при 60%, и при 30% меньше, чем при 50%.

Рассматривая величины, характеризующие влажность листа в зависимости от условий произрастания, видим весьма интересную картину, а именно: можно было полагать, что растения, имеющие в своем распоряжении большое количество воды, будут иметь повышенные количества влаги в листьях, но, оказывается, в этом случае наблюдается обратная картина: чем выше влажность почвы, тем меньше воды содержит лист, и обратно, чем меньше влажность почвы, тем выше влажность листвы. Эти наблюдения находятся в полном соответствии с данными Ньютона, Гортнера и Гарриса ([9, 11, 12]), показавших в своих опытах на злаках, что растения, выросшие на богатых землях, содержат больше связанной воды, чем растения, культивируемые на поливных участках. Наши определения связанной воды в листьях свеклы, выросшей при различных градациях влажности, целиком и полностью подтвердили результаты названных авторов.

Обращаясь к цифровым показателям, характеризующим влажность мязги корня, мы наблюдаем обратную картину, а именно: чем выше влажность почвы, тем больше он содержит воды в своих тканях, пересыщенных водою, вследствие усиленного корневого давления.

Так как корни даже при низких градациях влажности все же имели в своем распоряжении достаточное количество воды, они и не накопляли гидрофильных коллоидов, как соединений, способных удерживать большие количества связанной воды.

Влажность почвы оказывала также большое влияние на коллоидную систему клетки, в первую очередь на листовую поверхность, которая в большей степени подвергалась воздействию внешней температуры в процессе роста, вырабатывая внутри и снаружи клетки приспособления, предохраняющие ее от быстрого обезвоживания.

Недостаток и избыток влаги в почве сказался на накоплении гидрофильных коллоидов в листьях свеклы, количество которых увели-

чивается при низких градациях влажности и постепенно снижается при повышенном содержании воды в почве. Что же касается накопления коллоидов в корне, то градации влажности не оказали резкого влияния на выработку их в таком количестве, которым они отличались бы значительно друг от друга, так как корни во всех случаях имели в своем распоряжении достаточное количество влаги.

Соотношение между влажностью и воздухом в почве оказало влияние и на сахаристость свеклы. При низкой влажности сахаристость выше, чем при 50%, а при 90% свекла дала наиболее низкий процент сахара. В общем влажность обусловливает в данном опыте не столь резкое различие между градациями по содержанию сахара в корне свеклы. Казалось, что чем больше растение синтезирует коллоидов, как антагонистов кристаллоидов, тем меньше оно должно накоплять сахара, но, принимая во внимание тот факт, что коллоиды удерживают связанную воду, которая предохраняет клетку от обезвоживания, а сахара повышают осмотическое давление, которое также придает растению засухоустойчивые свойства, а также учитывая то положение, что, растения находились при недостаточном снабжении их водой, станет понятным, почему в сущности взаимно исключающие начала — коллоиды и сахара — при низкой влажности не уменьшались, а наоборот, увеличивались по сравнению с растениями, имеющими большое количество воды в почве.

Не останавливаясь на вопросе о неодинаковом содержании сахара в свекле, выросшей при различной влажности почвы, укажем на один момент, а именно: при 50% влажности происходило наиболее продуктивно сахаронакопление в корне свеклы, что, наряду с другими факторами, можно объяснить оптимальным соотношением между водой и воздухом в почве, а также водным режимом самого растения, при котором процессы фотосинтеза в клетке протекают наиболее совершенно. Наряду с определением сахара нами определялось также поверхностное натяжение клеточного сока в зависимости от величины влажности почвы, при которой выращивалась сахарная свекла. Самое низкое поверхностное натяжение имел сок свеклы, выросшей при 30%, на втором месте следует свекла, которая выращивалась при 50%, и на последнем при 90%. При 30% влажности, клеточный сок содержал больше поверхностно активных веществ, которые, согласно гипотезе Гиббса ([3]), концентрируются в поверхностном слое клеточного сока, уменьшая величину поверхностного натяжения его. В других случаях не наблюдалось подобного уменьшения поверхностного натяжения, так как растения, вероятно, накопляли значительно меньше веществ, изменяющих величину поверхностного натяжения клеточного сока.

Что же касается клеточного сока листового аппарата, то в этом случае поверхностное натяжение подчиняется такой зависимости: самое высокое у свеклы, выросшей при 50% влажности, несколько меньше при 30% и совсем низкое при 90%. Вязкость клеточного сока значительно меняется от величины влажности почвы, так как в корне и листе в зависимости от этого фактора растения продуцировали вещества различного химического состава с различным молекулярным весом. Самая высокая вязкость сока была получена у свеклы, выросшей при низкой влажности почвы, несколько меньше она была у растений с влажностью почвы в 50%, а при 90% влажности она оказалась выше, чем при ранее указанных градациях влажности.

Еще более рельефно сказалось влияние влажности почвы на величине вязкости клеточного сока листьев свеклы, давая клеточный сок

различного физико-химического свойства с неодинаковыми молекулами по объему и гидратации. Из биохимических показателей мы определяли в корнях и листьях свеклы пероксидазу и каталазу, поскольку эти ферменты оказывают влияние на интенсивность дыхания растения. Особенно высокую активность проявляет пероксидаза в корне свеклы, выросшей при низкой влажности почвы, так как здесь, вероятно, довольно усиленно протекали процессы окислительно-восстановительного порядка; при остальных градациях активность этого фермента была примерно всюду одинаковой.

В листьях пероксидаза ведет себя иначе, чем в корне, а именно: наивысшую активность она проявляет при 90% влажности, потом при 60% и 50% и наименьшую при 30% влажности. Активность каталазы также довольно различна в корнях свеклы: наиболее активна она у растений, выросших при 90% влажности, при пониженных же градациях она проявляет всюду одинаковую деятельность; следовательно, оптимальная и минимальная влажность почвы способствует выработке каталазы одинаковой активности. Что же касается деятельности каталазы в листьях, то здесь получается несколько иная картина, чем в корнях: при 30 и 50% она выражается в близких величинах и уменьшается при повышенной влажности. С повышением влажности уменьшается содержание общего и растворимого азота в корне сахарной свеклы.

Таким образом из опытов по соотношению между водой и воздухом удалось установить, что свекла относится к разряду растений, весьма чувствительных к содержанию в почве кислорода, и дает самый высокий урожайный эффект, когда соотношение между водой и воздухом равно единице.

В производственных условиях весьма трудно создать такое оптимальное сочетание между влагой и воздухом в почве, так как указанные факторы меняются в широких пределах на протяжении вегетативной жизни под влиянием колебания их в сторону максимума и минимума. Поэтому опыт с различной влажностью почвы был проведен в таком техническом оформлении, чтобы выявить рельефное влияние двух факторов в жизни свеклы — воды и воздуха.

В почвенных условиях при различном соотношении между водой и воздухом найден ориентировочный оптимум для сахарной свеклы. Опыт показал, что растения отзывчивы на содержание кислорода в почве.

Для более углубленного изучения значения кислорода при дыхании корня свеклы нами были развернуты опыты в водных культурах на смеси Белоусова. Цель этих опытов заключалась в том, чтобы выяснить физиологическое значение аэрации питательного раствора в развитии сахарной свеклы.

Уже давно известно, что для ряда культур, выращиваемых в жидких средах, наблюдается неодинаковое развитие их в зависимости от аэрации питательного раствора.

Обычно при выращивании в водных культурах наблюдается быстрый и нормальный рост их в текучих культурах, где корневая прядь растений непрерывно омывается раствором и, повидимому, получает достаточное количество кислорода, который находится в воде в адсорбированном состоянии. Свекла развивается очень хорошо в водных культурах при частой смене растворов. Точно так же она не испытывает угнетения в процессе роста, если раствор аэрируется достаточно часто, и значительно хуже происходит рост ее при отсутствии перемешивания раствора.

В процессе роста свекла начинает терять корневые ткани, которые, разлагаясь в питательной среде, дают начало вредным продуктам, а при усиленной жизнедеятельности микроорганизмов, особенно в жаркие дни, в растворе накопляется значительное количество сероводорода, который оказывает вредное действие на корневую систему.

Независимо от накопления в среде токсически действующих на развитие растений начал в процессе своей жизнедеятельности корневая прядь в питательном растворе образует очаги, которые имеют различную концентрацию, действующую подчас отрицательно на развитие растений, так как, повидимому, процессы диффузии в питательных смесях протекают сравнительно медленно.

В целях улучшения газообмена питательного раствора и приведения его в однородное состояние, удаления вредных летучих продуктов из среды, а также парализования жизнедеятельности анаэробных бактерий безусловно необходимо частое «протягивание» воздуха через питательный субстрат, особенно в жаркие дни.

Выше мы установили, что свекла в почвенных культурах предъявляет высокие требования к содержанию кислорода в окружающей корневую систему среде. В связи с этим желательно было выяснить отзывчивость свеклы на аэрирование питательного раствора, приготовленного на дестиллированной воде.

Опыт с сахарной свеклой был заложен на смеси Белоусова по следующей схеме (табл. 2).

Таблица 2

Влияние аэрации среды на урожай свеклы

Схема опыта	Урожай корней (вг)	% сахара
Без продувания	375	17.8
Продувание:		
15 минут	390	18.0
30 »	402	18.2
60 »	435	18.2
120 »	454	18.5
180 »	462	18.4

Опыт при своей реализации представлял значительные трудности, так как приходилось наблюдать за ходом аэрирования с тем, чтобы не происходило толчков, а следовательно, сильного «беспокойства» корневой пряди и опадения корешков.

Из приведенных данных видно следующее. Свекла положительно реагировала на аэрацию среды, так как корневая система потребляла значительное количество кислорода в процессе роста, особенно в период максимального ее развития. Кислород безусловно в первую очередь потреблялся корнями свеклы, а также аэробными бактериями, которые при наличии в растворе энергетического материала развивались довольно сильно в питательном растворе. Наряду с поглощением корнями кислорода они также выделяли значительное количество углекислоты, которая, адсорбируясь водой оставалась в растворе, действуя токсически, что было подтверждено работами исследователей. Максимальный урожай получился при продувании сосудов в течение 3 часов, более длительное аэрирование, по нашим наблюдениям и другим опытам, действует несколько угнетающе на развитие свеклы.

Правда, при ручном продувании грушей протягивали одно и то же количество воздуха, но в некоторых случаях были неравномерные толчки воздуха, вследствие чего происходило нарушение газообмена, а также и поступление электролитов в растения, что, ясно, отрицательно сказалось при длительном аэрировании питательного субстрата. В связи с тем, что свекла потребляет значительное количество ки-

слорода в течение вегетационного периода, при более медленном и осторожном протягивании воздуха можно было сдвинуть кривую урожайности в сторону более продолжительного продувания. При уменьшающихся строках аэрирования урожай также понижался, так как в этом случае корневая система испытывала недостаток в кислороде, который усиленно использовался растениями.

Что же касается накопления сахара в корнях свеклы, то аэрация питательной среды, повидимому, оказывала положительное влияние на процессы сахаронакопления, что, вероятно, связано с улучшением условий для окислительно-восстановительных процессов, благодаря быстрому поступлению кислорода и удалению углекислоты в питательном растворе.

Максимум содержания сахара получается при высоком урожае и минимум при пониженном. Мы не будем категорически защищать полученные результаты, так как трехкратная повторность для свеклы в водных культурах недостаточна. Отсюда можно сделать вывод: корневая прядь сильно реагирует на содержание в питательном растворе кислорода, который положительно влияет на поднятие урожайности и накопления сахара в корне.

Если свободный доступ кислорода оказывает положительное влияние на развитие сахарной свеклы, то, как в последнее время доказано рядом исследователей, поступление питательных элементов находится в значительной зависимости от интенсивности дыхания ([8] — [12]).

Мы проводили опыт со свеклой различного возраста, ставя ее в растворы одиночных, парных солей, а также на полную питательную смесь и учитывая CO_2, продуцируемую корнями. Ведя эти опыты днем в различные отрезки времени, мы нашли, что, чем больше корни выделяют углекислоты, тем больше они поглощают питательных солей из почвенного раствора. Эту закономерность следует подчеркнуть в связи с тем, что при наличии свободного доступа кислорода к корням создаются лучшие условия питания их, так как при избытке углекислоты нарушается равновесие между катионами и анионами внутреннего и внешнего раствора, и растения испытывают угнетение. В связи с этим необходимо стремиться создать в производственных условиях такое сочетание водно-воздушного режима, при котором растения получали бы оптимальное количество кислорода и воды.

Выращивая растения в искусственных условиях, мы можем в ряде случаев поставить опыт с полной изоляцией многих факторов, управляющих развитием растений. Однако в ряде случаев в производственных условиях углубленное и детальное расчленение изолированных факторов едва ли может быть достигнуто в естественной обстановке, а потому для получения стахановских урожаев на социалистических полях следует дать объяснение целому ряду приемов, которые в связи с новой агротехникой резко выявились на полях пятисотниц в 1935 г. Выяснение роли всех факторов, которые производство способно отрегулировать при культуре растений, должно играть большую роль в деле дальнейшего повышения урожайности сельскохозяйственных культур. Дело в том, что при культуре растений в естественных условиях каждое из них в силу своих биологических особенностей требует специального ухода, качеством которого всецело определяется величина урожая данной культуры.

Нами уже было установлено, что наряду с водным и питательным режимом, на величину урожая свеклы оказывает большое влияние кислород, необходимый для дыхания корня и корневой пряди.

На уплотненных почвах рост свеклы тормозится в силу двух причин: а) слабого роста основного корня, вследствие затруднительных условий проникновения его вглубь, и б) недостатка кислорода на сильно заплывших почвах.

В естественных условиях удержать почву от оседания, даже если бы она имела самую идеальную структуру, безусловно невозможно, так как она в силу своей тяжести, восходящих и нисходящих токов склонна уплотняться; к этому еще присоединяется влияние дождей, которые усиливают уплотнение почвы, создавая корку, препятствующую прорастанию семян, а после появления всходов угнетающую рост и развитие растений.

Отсюда возникает специфический вид ухода за каждым растением с тем, чтобы оно давало наиболее высокий урожай.

Одним из основных агротехнических приемов ухода за сахарной свеклой до момента выгонки ботвы является рыхление, при котором стремятся обеспечить корневой системе приток кислорода, разрыхляя почву с тем, чтобы дать возможность корням быстрее проникать в нижние слои. Но как бы мы тщательно и осторожно ни рыхлили почву, все же в процессе мотыжения происходит нарушение части корневой системы, находящейся в обрабатываемой зоне, что, несомненно, должно оказывать влияние на рост свеклы. Корневая прядь, отходя от главного корня, распределяется в почве на 3 яруса. Первый, верхний, ярус размещается на глубине 10—13 см, второй, наиболее разветвленный, примерно на глубине 13—24 см и третий, менее разветвленный, состоящий из длинных толстых тяжей, заходит глубоко в подпочву. Эти результаты по морфологии корневой системы были получены нами в 1936 г. на основании изучения распространения корневой системы в зависимости от глубины заделки удобрений в насыпном грунте. Не имея сколько-нибудь полных данных по изучению влияния повреждения корней сахарной свеклы за период вегетации в связи с рыхлениями, мы провели опыты в водных культурах, применяя в двух сериях «стрижку» боковых корешков, причем первая соответствовала июньско-июльскому рыхлению, а вторая — глубокому августовскому. В первой серии «стрижка» началась с 20 июня и закончилась 30 июля.

Стрижка обычно производилась утром или вечером, причем у молодых растений уже на второй или третий день начали появляться белоснежные корешки в тех местах, где была произведена стрижка; новые побеги появлялись выше старых в большем количестве, чем было их до обрезки.

Быстрая реакция корня свеклы на раздражение, вызванное обрезкой, объясняется, повидимому, появлением корневого гормона — ризокалина, который, вырабатываясь в листе, под влиянием нарушенного равновесия, направляется в точки ранения, стимулируя появление новых корешков. Роль корневого гормона сводится к ускорению растяжения оболочки клетки, в связи с чем они начинают делиться и увеличиваться численно, что с несомненностью доказано Вентом (1).

Конечно, внутри растительного организма под влиянием стрижки происходят весьма глубокие биохимические процессы и внешним выражением их является регенерация корешков рядом с обрезанными и формирование новых, численно богаче обрезанных.

Роль гормона сводится к мобилизации весьма подвижного пластического материала, потребного на формирование новых органов. При появлении новых корешков растение должно тратить запасное пластическое вещество на образование их, что, следовательно, должно от-

ражаться на общем весе корня, или для того, чтобы компенсировать утраченное органическое вещество, ассимиляционный аппарат должен работать более интенсивно для восстановления нарушенного равновесия, которое появилось в теле растения, вследствие частичной обрезки боковой корневой пряди.

В наших опытах, чем чаще мы производили обрезку боковой пряди, тем сильнее она развивалась и тем больше растения затрачивали пластического материала на регенерацию новых корневых волосков. Вообще растения в силу симметрической ориентации органического живого веществ при нарушении или утрате какой-нибудь части своего организма стремятся восстановить его, используя для этого запасной пластический материал и производя внутреннюю перегруппировку тканей в сторону наружных органов. Приведем урожайные данные по стрижке корневой пряди свеклы, производимой в июне—июле (табл. 3).

Таблица 3

Влияние июньско-июльской стрижки корневой пряди на урожай свеклы

Схема	Урожай корня (в г)	Вес пряди при уборке (в г)	% сахара в корне
Контроль	529	77.5	18.6
1-я стрижка	507	61.2	17.9
2-я »	487	50,3	17.4
3-я »	475	43.4	17.5
4-я »	462	40.2	17.3
5-я »	456	38.3	17.3

Сроки стрижки: 20/VI, 1/VI, 10/VI, 20/VII, 30/VII.

Не приводя величины листовой поверхности у свеклы, перенесшей стрижку корневой пряди, отметим, что самая большая ассимиляционная поверхность была у контрольных растений, да и вполне понятно, так как растениям здесь были предоставлены все условия для нормального их развития. В случае применения однократной и двукратной стрижки ассимиляционный аппарат уменьшается вследствие того, что растения усиленно усваивали CO_2 имеющимися листьями, восполняя убыль органического вещества, которое они теряли при обрезке боковых корней.

При последующих обрезках наблюдается увеличение листовой поверхности, что можно отнести за счет раздражающего действия этой операции на весь растительный организм. Вес листовой массы в зависимости от числа стрижек при одно-двукратной операции уменьшается, а при трех-, четырех-, пятикратной увеличивается, а в некоторых случаях даже превосходит вес контрольных растений, не подвергавшихся операции стрижки. Все эти пять июньско-июльских стрижек действуют отрицательно на урожай корня свеклы, процент сахара также под влиянием обрезки понижается, вследствие затраты сахаров и других соединений на регенерацию корневой системы. Содержание коллоидов в листьях и в корнях растений, попавших в стрижку, меньше, чем в контрольных сосудах, так как химические компоненты их так же, как и сахара, тратились на восстановление утраченных частей корня. Наряду с этим количество вредного азота уменьшается у растений, подвергшихся стрижке корневой пряди, потому что запасы его переводились и потреблялись на синтез более сложных белковых соединений, идущих на образование новых корешков.

Влажность листьев и корней во всех случаях мало отличается друг от друга, так как свекла, развиваясь в водных культурах и не испытывая недостатка влаги, мало накопляла гидрофильных коллоидов.

Стрижка корней в августе вообще действовала не так отрицательно на урожай свеклы, как июньско-июльская, так как в этот отрезок времени биохимические процессы протекали внутри растения не столь интенсивно, благодаря прохладной погоде, которая установилась во второй половине августа. При сильном напряжении факторов роста свекла, не попавшая в стрижку, безусловно развивалась быстро и бесперебойно, а перенесшая эту операцию должна была делать паузу в темпах роста, вследствие чего к концу вегетационного периода она достигла меньшего развития. Результаты по стрижке свеклы в августе представлены в табл. 4.

Таблица 4

Влияние стрижки корневой пряди на урожай свеклы (августовская стрижка)

Схема	Вес корня (в г)	Вес пряди (в г)	% сахара
Контроль	533	77.5	18.6
1-я стрижка	520	62.3	17.5
2-я »	518	56.4	17.2
3-я »	514	49.2	16.8
4-я »	510	41.3	16.5
5-я »	502	41.2	16.2

Сроки стрижки: 1/VIII, 10/VIII, 20/VIII, 30/VIII, 10/IX.

В августе контрольные растения развивались более медленно, чем в июне и июле, поэтому влияние стрижки оказалось менее эффективным, но урожай корней и здесь понизился от применения этой операции.

Содержание сахара также понижается в связи с обрезкой корней; количество коллоидов, как уже указывалось, тоже становится меньше. Сухое вещество в соке листьев и корня при обрезке уменьшается. Деятельность пероксидазы и каталазы несколько ослабляется у растений, перенесших обрезку в связи с более равномерным распределением их по растительному организму. Все опыты по стрижке свеклы были проведены в водных культурах, при которых в любой момент можно извлечь растения и произвести над корневой системой намеченную операцию, а также наблюдать за ходом регенерации корешков, чего невозможно делать на твердых субстратах — почве и песке.

Все опыты, которые проводились в вегетационных условиях, должны иметь полную увязку с полевыми, давая объяснение целому ряду явлений, полученных в производственных условиях свеклы, возделываемой в массовом масштабе в полевой обстановке, и указывающих, что свекла является большим потребителем кислорода, необходимого для дыхания главных корней и корневой пряди. Конечно, было бы весьма ценно, если бы почва после разделки и посева не уплотнялась на свекловичных плантациях. Но, к сожалению, в естественных условиях мы наблюдаем такое явление, когда после посева и укатывания свеклы 1-2 ливневых дождя на поверхности образуют толстую наружную корку, которая не только затрудняет доступ кислорода к молодым корням, но даже самым проросткам не дает возможности пробиться на дневную поверхность. Вследствие уплотнения и оседания почвы, ухудшения аэрации, непроизводительной потери воды в процессе испарения, усиливающейся образованием капиллярных ходов, возникает вопрос о необходимости рыхления ее при культуре сахарной свеклы.

Выше было указано, что стрижка корневой пряди, проводимая в водных культурах, действует отрицательно на величину урожая свеклы. Она показала, что, чем сильнее и чаще производится обрезка корневой системы, тем сильнее снижается урожай корня. Конечно, в

водных культурах, где растения имеют достаточное количество влаги и питательных веществ, корневая прядь развивается не так сильно, как в почве, где эти факторы выражены менее сильно. Поэтому растения в естественных условиях развивают очень мощную корневую прядь. Учитывая положительные и отрицательные воздействия на корневую систему свеклы при рыхлениях, мы все же стоим перед производственной необходимостью часто и усиленно применять этот агроприем.

В производственной обстановке в течение периода вегетации свекла несколько раз мотыжится с постепенным углублением, а также подкармливается до смыкания и после смыкания рядков. При подкормке первые дачи удобрений рекомендуется вносить ближе к рядку, а последующие — подальше от него, даже на середину рядка с постепенным заглублением удобрений, ближе к самой активной части корневой системы. Точно такое же правило существует при рыхлении свеклы, которое рекомендует Ремер, считая, что свеклу следует мотыжить: «а) так часто, как только возможно, б) каждый раз глубже предыдущего, в) до тех пор, пока возможно».

При всех этих операциях корневая система нарушается и частично подрезается, что безусловно должно оказывать влияние на развитие и урожай всего растения. В связи с указанным положением мы поставили в полевых условиях опыт по изучению влияния подрезки корневой системы свеклы в связи с применяемыми рыхлением и подкормкой, причем обрезку проводили основательно, выбирая жаркие дни, когда особенно рельефно может сказаться влияние этой операции на развитии растений.

Опыты по обрезке корней свеклы были заложены в полевых условиях на малых делянках в 10 м² при 4 повторностях.

За период вегетации эта свекла получила 10 поверхностных подкормок при основном удобрении по 90 кг NPK под глубокую пахоту. За период вегетации при 10 подкормках, считая также и основное удобрение, эта свекла получила азота по 500 кг в виде NH_4NO_3, фосфорной кислоты 420 кг в виде суперфосфата и K_2O, в виде хлористого калия, 540 кг в пересчете на га. Свекла была посеяна 20 мая, в течение лета она поливалась 8 раз, получив за период вегетации 200 мм воды. Естественных осадков выпало за период вегетации 150 мм.

Опыт с подрезкой корневой системы свеклы был заложен в двух сериях с той разницей, что одна из них сейчас же после обрезки корней поливалась, получая 20 мм воды и 20 мм через 10 дней, а другая только через 10 дней после обрезки получила 40 мм; разница только в том, что в первой серии вода давалась в два срока, а во второй в один.

Подрезка корневой пряди производилась ножом на расстоянии 7 см от рядка и на глубину 15 см. Подрезку делали в самые жаркие дни для того, чтобы этот фактор более резко сказался на развитии свеклы, так как если это делать в пасмурную погоду, то это мероприятие безусловно не будет столь эффективно. После подрезки всюду наблюдалось некоторое, правда, весьма незначительное полегание 1—2 ярусов листьев, но после поливки свекла быстро оправлялась и уже на второй день не было заметно этого влияния. В серии, которая поливалась только через 10 дней после подрезки в жаркие часы, в течение 2—3 дней наружные листья слегка привядали, а после все это исчезало и не было заметно никаких последствий применения этой операции. За период вегетации свекла получила 5 обрезок. Начиная с момента первой поливки, свекла рыхлилась 7 раз. Первое рых-

ление производилось на глубину 3 см, последующие глубже, а последнее произведено на глубину 15 см, причем для данного участка характерным является то обстоятельство, что свекла до момента уборки не разомкнула рядков, так как ботва ее представляла собой сплошной лес в 50 см высоты и каждый корень имел в среднем 45—50 листьев.

Приведем урожайные данные по этому опыту (табл. 6 и 7).

Таблица 5

Влияние подрезки корневой системы на урожай свеклы (полив через 10 дней после подрезки)

Схема опыта	Урожай с делянки		% сахара
	кг	%	
Контроль (без подрезки) . .	80.7	100.0	17.1
1-я подрезка	78.9	97.6	16.6
2-я »	78.3	97.0	15.9
3-я »	77.4	95.9	16.5
4-я »	77.3	95.7	16.46
5-я »	77.3	95.7	16.52

Таблица 6

Влияние подрезки корневой системы на урожай свеклы (после подрезки растения получали сейчас же 20 мм воды и через 10 дней снова 20 мм)

Схема опыта	Урожай с делянки		% сахара
	кг	%	
Контроль (без подрезки) . .	82.0	100.0	16.0
1-я подрезка	80.5	98.1	15.9
2-я »	79.9	97.4	15.3
3-я »	77.8	94.8	15.4
4-я »	77.8	94.8	15.3
5-я »	71.5	94.5	15.4

Рассматривая урожайные данные, отметим прежде всего следующие моменты. Подрезка в полевых условиях действует отрицательно, так же как и стрижка в водных культурах, понижая урожай общей массы и корней, так как растения, теряя часть своей поглощающей корневой пряди, не успевают покрыть потребность во влаге и в питательных веществах. Точно так же действует отрицательно подрезка свеклы на делянках, которые после этой операции поливались не сразу, а через 10 дней. В этом случае на величину урожая свеклы оказывали влияние два фактора: ослабление водоснабжения и затрата материала на регенерацию корневой системы. Дело в том, что лето в условиях станции было жарким и сухим. Напряжение метеорологических факторов достигало своего максимума в конце июля и начале августа, когда температура на поверхности почвы достигала 61.6°. В этот период подрезка действовала особенно неблагоприятно, так как, несмотря на поливку, почва сильно растрескивалась и одновременная дача 40 мм действовала, несомненно, хуже на развитие растений, чем при внесении ее в два срока. Хотя полив производился утром и вечером, а иногда и ночью, но тем не менее при наступлении жаркого дня шло сильное испарение, и были такие дни, когда растения меньше пропускали воды через свой организм, нежели испаряла почва. Кривая, характеризующая урожайность свеклы в зависимости от количества обрезок, имеет вершину, соответствующую урожаю контрольных делянок, и постепенное понижение при последующих подрезках.

В связи с подрезкой в обеих сериях сахаристость понижается вследствие траты пластического материала на регенерацию корневой системы. Что же касается накопления коллоидов при различном коли-

честве обрезок, то в этом отношении наблюдается незначительное повышение процента гидрофильных коллоидов, повидимому, вследствие того, что подрезка, тормозя развитие, задерживала созревание свеклы.

Урожай ботвы во всех случаях превосходил вес корня в обеих схемах: на некоторых делянках вес листвы был в 2—2.5 раза выше веса корней, что говорит о молодом состоянии убранной свеклы. Если бы в сентябре стояла сухая погода, то свекла дала бы очень большой урожай с высоким содержанием сахара. При уборке корни были сочные и при малейшем сотрясении давали трещины, раскалываясь на куски. Корни всюду были ровные, так как благодаря индивидуальной подкормке удалось подогнать отставшие в росте, выравняв их в весе.

Приведенные здесь урожайные данные получены при частых подкормках, которые давались в жидком виде в середину рядка из лейки в одинаковом количестве для каждой из них, в узенькую бороздку, сделанную копачом на глубину 15 см, после чего производилась поливка из лейки одинаковым количеством воды на каждое междурядье, а через день производилось рыхление для нарушения капилляров и закрытия влажной почвы слоем сухой с тем, чтобы свести к минимуму испарение воды почвой.

В результате такого ухода весь участок на глубину 20 см представлял собой огромный вегетационный сосуд, где вся почва в отношении питательного режима представляла собой однородную массу. Уже было доказано, что применение подрезки корней, связанное с уходом и подкормкой свеклы, действует отрицательно на ее развитие; отсюда весь уход за свеклой, должен быть построен так, чтобы корневая система свеклы подвергалась самому незначительному повреждению во время рыхления и подкормки. Правда, корневая сетка в молодом возрасте располагается в верхнем слое почвы; поэтому первые подрезки растения переносят более болезненно, нежели последующие, так как одновременно с ботвой развивается и корневая прядь, которая, углубляясь в почву, уходит от ранения и сравнительно легко переносит обрезку вследствие того, что корни теперь задерживаются значительно слабее.

Наряду с проведением опытов по изучению подрезки корневой системы свеклы на одном и том же агротехническом фоне нами в полевых условиях заложены опыты, в которых изучалось влияние обрезки при одновременной подкормке.

Цель этого опыта заключалась в том, чтобы выяснить, нельзя ли парализовать вредное действие подрезки внесением минеральных удобрений в целях стимулирования роста свеклы после подрезки корневой системы. Результаты опыта представлены в табл. 7.

В первом случае удобрение было внесено под основную пахоту по 360 кг NPK, а во втором под основную пахоту по 180 кг NPK, и в подкормках такое же количество.

Подрезка производилась: 27/VI, 4/VII, 15/VII, 22/VII, 4/VIII. Полученные данные показывают, что подрезка, произведенная одновременно с подкормкой, все же дает урожай ниже, чем контрольные культуры, которые получили удобрения посередине рядка с постепенным заглублением до 22 см, причем, как и в предыдущих случаях, каждая последующая обрезка меньше понижала урожай, чем предыдущая. Подкормка безусловно стимулировала регенерацию корневой системы после обрезки. Повидимому, корневой гормон роста, ризокалин, совместно с внесенным удобрением форсирует отрастание корешков, а также дает начало новым молодым корешкам. Особенно

большое влияние на отрастание корней оказывают фосфорнокислые удобрения.

Подкормка, даваемая в середину рядка, действует положительно на развитие растений, получивших удобрения сразу при основной вспашке, которые использовались растениями менее эффективно, чем при дифференцированном внесении их.

Сахаристость при подкормке в основном не повысилась, а, пожалуй, даже понизилась вследствие того, что с каждой подкормкой растения «омоложались» в присутствии азота, увеличивая вегетативную массу, затрачивая в некоторых случаях на регенерацию корневых волосков, наряду с белковыми веществами, также сахара.

Количество коллоидов при применении обрезок и здесь так же, как и в вегетационных условиях, увеличивалось вследствие того, что растения, подвергнувшиеся обрезкам и подкормкам, были сравнительно молоды и накопляли в своих клетках более подвижные и растворимые вещества.

Таблица 7

Влияние подрезки корневой системы на урожай свеклы при внесении под основную пахоту по 360 кг NPK

Схема опыта	Урожай с делянки		% сахара
	кг	%	
Контроль (без подрезки)	82.5	100.0	17.6
1-я подрезка	82.1	99.5	17.5
2-я »	81.8	99.1	17.4
3-я »	81.5	98.7	17.3
4-я »	81.3	98.5	17.3
5-я »	81.2	98.4	17.4

Таблица 8

Влияние подрезки корневой системы на урожай свеклы при одновременной ее подкормке

Схема опыта	Урожай с делянки		% сахара
	кг	%	
Контроль (без подрезки)	82.5	100.0	17.6
1-я подрезка	86.0	+ 5.4	16.6
2-я »	85.3	+ 3.4	16.4
3-я »	85.2	+ 3.2	16.2
4-я »	85.0	+ 3.0	16.1
5-я »	84.9	+ 2.9	16.1

Так как накопление вредного азота в корне зависит от влажности почвы и при недостатке воды в течение периода вегетации его накопляется больше, чем при повышенной влажности почвы, то, имея в виду, что в нашем опыте свекла была обеспечена достаточным количеством влаги, азот, поступивший в растения, не переходил в стойкую белковую форму. Накопление вредного азота увеличивается по мере старения свеклы, а невысокий процент его объясняется тем, что мы имеем дело с молодыми корнями, в которых минеральный азот переходил в белковую форму, в связи с мощным ростом свеклы.

Необходимо отметить одно весьма характерное явление — это то, что созревание свеклы во всех трех опытах не наступило к моменту уборки, так как листва была мощная, зеленая, хрупкая; пожелтения ее нигде не отмечалось, несмотря на то, что в некоторых случаях получалась сахаристость до 18%. Если рационально сочетать внесение азотных, фосфатных и калийных удобрений и во время вегетации подкормить B, Mn, Cu, Fe, то всегда можно получить высокий урожай с высокой сахаристостью. Для получения высокого урожая сахарной свеклы следует обращать внимание на ее агротехнику, делая исключительный упор на глубокую пахоту, на сохранение влаги вес-

ной и летом, так как влажность почвы в свеклосеющей зоне является решающим звеном в этом вопросе. Если в почве влаги будет достаточное количество, то какие вносить удобрения, в каких сочетаниях, на какую глубину следует их заделывать, когда и чем подкармливать и как получить высокую сахаристость,— все это будет разрешено точно и быстро опытными учреждениями и колхозным сектором.

Кроме подрезки, мы изучали в полевых условиях влияние частоты рыхления для выявления значимости этого фактора в комплексе мероприятий, способствующих повышению урожайности свеклы. Этот вопрос возник в процессе изучения влияния аэрации питательного раствора в водных культурах, когда оказалось, что при нормальном снабжении растений кислородом они повышают урожай, давая при этом высокую сахаристость за счет нормального течения окислительно-восстановительных процессов. Если в водных культурах свекла нуждается в аэрации питательного субстрата, то в естественных условиях, где вода и воздух, антагонизируя друг с другом, находятся в непрерывно изменяющемся соотношении, возникает вопрос о создании в почве таких условий, при которых растения имели бы в своем распоряжении достаточное количество кислорода и воды и могли бы нормально развиваться, а кроме того, весьма важно, чтобы корни могли легко и беспрепятственно проникать в почву, не давая сжатой, реповидной формы.

Учитывая указанные физиологические требования растений к кислороду почвы, необходимо, наряду с удобрениями, уделить достаточное внимание вопросам рыхления, поскольку лучшие ударники полей показали, что, чем больше они применяли рыхлений, чем глубже их производили по мере роста свеклы, тем выше получали урожай. Поэтому вопрос о рыхлении свеклы нас интересовал в двух аспектах — отыскание оптимального количества рыхлений с постепенным углублением их и число рыхлений при одной и той же глубине.

Учет количества рыхлений мы начали после окончательной прорывки; перед этим было произведено 2 мелких рыхления на глубину 3 см. Последние шаровка и прорывка были произведены 15 июня, после чего опыту с рыхлением уделялось специальное внимание. Свекла подкармливалась в течение лета 10 раз, начиная с 15 июня и кончая 20 августа. Основное удобрение было внесено из расчета по 240 кг действующего начала на га. При подкормке удобрения вносились в жидком виде на середину рядка, потом следовала поливка, а за ней, если влажность почвы позволяла, делалось рыхление на соответствующую глубину.

Опыт был развернут на участке, вышедшем из-под пшеницы, но в предыдущие годы здесь была залежь, и почва приобрела крупнозернистую структуру. Под пшеницу в 1935 г. удобрения не вносились. Рыхления производились сначала тяпкой, а потом копачом с таким расчетом, что каждое последующее производилось ближе к середине рядка с той целью, чтобы не задевать корешков, находящихся в междурядьях. Рыхление производилось так, чтобы вдоль всего междурядья давалось одинаковое количество ударов мотыжкой или копачом на одну и ту же глубину. Хотя почва полевого участка была достаточно зернистая, но тем не менее на делянках со свеклой, где не было никакого рыхления, она, под влиянием засухи, сильно растрескивалась, а кроме того, на глубине 6—13 см появлялась внутренняя корка или подошва, которая действовала угнетающе на развитие корня и корневой пряди, препятствуя проникновению их вглубь. Если

для данного года в наших опытах каждое последующее рыхление давало положительные результаты, то причина этого явления в значительной мере зависела оттого, что участок в течение лета поливался 8 раз, получая одинаковое количество воды на каждый погонный метр. Раскаленный чернозем после поливки приобретал цементирующие свойства, образуя внутреннюю корку, которая в колхозах области представляла собой огромное зло, тормозившее рост свеклы.

Особенно сильно растрескивалась почва на делянках, которые мелко и не часто рыхлились, но поливались. Рост корня и корневой пряди на уплотненных делянках обычно происходил нормально за 4—5 дней после поливки, когда почва под влиянием влаги размягчалась, и корневая система свободно проникала в нижние горизонты.

Рыхление почвы сказалось на форме корней, которые при мелких и редких мотыжениях были сплюснуты, а иногда реповидны, а по мере углубления и рыхлости почвы они принимали форму вытянутого правильного конуса. Говоря о форме корня, нельзя не упомянуть здесь об одном весьма характерном для данного года явлении — реповидности корня свеклы, не только в условиях станции, но и в колхозах области, что, по нашим данным, объясняется исключительно влажностью и рыхлостью почвы.

Так как весна 1936 г. отличалась отсутствием осадков и верхний слой почвы сильно высох, то корни стали располагаться в верхних слоях, не достигнув глубоких влажных слоев. Когда они проникали до влажного слоя, то развивались сравнительно нормально.

В ряде местностей нашей области осадки выпадали в виде ливней, при которых почва хотя и получала достаточное количество влаги, но она, вследствие того, что падала на горячую почву, сейчас же испарялась, не проникая на значительную глубину и не смыкаясь с влажными, более глубокими слоями, вследствие чего основной корень и развивался в пределе смачиваемого слоя 0—20 см, а это обусловливало развитие не вытянутого, а сжатого по вертикальной оси конуса. Точно так же, для данного года, на хорошо удобренных делянках наблюдалось значительное появление трещин в головке корня свеклы. Появление их, повидимому, можно отнести за счет мощного развития корня в связи с тем, что утолщение его происходит изнутри, процессы накопления пластического вещества протекают очень бурно, а передвижение их медленно, и корень, находясь под сильным давлением, дает трещину, которая под влиянием усиленного роста снова закрывается, появляясь фактически при чистке во время уборки. Таким образом полевая свекла 1936 г. имела два морфологических дефекта — появление трещин в головке и сжатость корня, которые не наблюдались в прошлые годы.

Приведем урожайные данные по рыхлению свеклы (табл. 9).

Начнем анализ урожайных данных корневой массы с обсуждения полученных результатов путем сопоставления эффективности двух схем по глубине рыхления почвы под свеклу.

В приведенных данных урожай представляет собой среднее из 4 повторностей для делянки в 10 м².

В первой серии с рыхлением свеклы на постоянную глубину растения повышают урожай, причем каждое последующее рыхление менее эффективно, чем предыдущее. Особенно значительную прибавку урожая дает свекла при первых рыхлениях, когда корни усиленно развиваются, преодолевая значительные препятствия при проникновении в почву, а также усиленно потребляют кислород, недостаток

Таблица 9

Влияние частоты рыхления свеклы на ее урожай (на глубину 10 см)

Схема / Урожай и сахар	Число рыхлений									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Без рыхления 49.0	55	59.2	60.8	63.8	65.4	67.8	68.9	79.6	79.8	80.2
% сахара 16.5	16.2	17.2	17.3	16.7	16.6	16.4	16.3	16.4	16.2	16.1

Влияние частоты и глубины рыхления свеклы на урожай

Схема / Контроль без рыхления, урожай	1 рыхл. на глубину 3 см	2 рыхл. на глубину 5 см	3 рыхл. на глубину 7 см	4 рыхл. на глубину 10 см	5 рыхл. на глубину 12 см	6 рыхл. на глубину 15 см	7 рыхл. на глубину 15 см	8 рыхл. на глубину 20 см	9 рыхл. на глубину 20 см	10 рыхл. на глубину 20 см
49.0	54.5	58.0	60.0	62.7	69.3	78.3	79.5	80.3	81.6	81.9
100%	+12	+18	+22	+28	+41	+59	+62	+63	+66	+67
% сахара 16.5	15.8	16.3	16.7	16.4	15.3	15.3	15.8	15.7	16.8	16.7

Рыхление производилось в следующие сроки: 17/VI, 27/VI, 8/VII, 15/VII, 22/VII, 29/VII, 6/VIII, 15/VIII, 25/VIII, 6/IX.

которого действует весьма неблагоприятно на развитие всего растения.

Сахаристость корня в этой серии в среднем равна 16.5%. Количество коллоидов в диффузионном соке сравнительно незначительное. Накопление их зависит в большинстве случаев от недостатка влаги в почве за период вегетации, а у нас этот фактор не был в минимуме, так как, принимая во внимание одинаковый водный и питательный режим, но различный воздушный, трудно ожидать, чтобы он оказал какое-нибудь влияние на развитие в составе коллоидов свеклы.

Содержание влаги в корне и листьях мало менялось, так как растения имели в своем распоряжении достаточное количество ее, вследствие чего растения не вырабатывали значительного количества физико-химических факторов, способных удерживать воду в связанном состоянии, а потому последняя находилась в свободном состоянии. Точно так же содержание сухого вещества в клеточном соке во всех случаях было примерно одинаковым.

Так как вредный азот относится к разряду таких показателей, которые характеризуют свеклу с отрицательной стороны, как техническое сырье, а образование его в значительной мере зависит от влажности почвы и азотного режима, а влаги в нашем опыте, вследствие поливки, было достаточно, то в свекле всюду получился невысокий процент вредного азота.

Итак, применяя рыхление почвы под сахарной свеклой на одну и ту же глубину (10 см) во время вегетации от 0 до 10 раз, замечаем, что:

1) свекла, благодаря поливке и подкормкам, дала сравнительно высокий урожай, в среднем 49 кг с 10 м². Каждое последующее рых-

ление давало повышение урожая корней и листовой массы, которое вызывалось улучшением водно-воздушного режима.

2) Несмотря на сильную уплотненность почвы и образование внутренней корки, а также благодаря поливу и достаточно богатому питательному режиму почвы, удалось показать, что даже при плохой аэрации почвы свекла способна давать высокий урожай. Свекла без рыхления или с незначительным количеством рыхлений дает не совсем правильную форму корня, а сжатую реповидную, а подчас вильчатую, особенно если корень встречает на пути твердые комки, на которые он реагирует, давая несколько ответвлений.

3) Содержание сахара во всех случаях в среднем выражается в близких величинах, вариируя от 16.1 до 17.2%; низкая сахаристость свеклы объясняется молодым состоянием во время уборки. Частые рыхления слегка снижают содержание сахара, так как эта операция как бы омоложает свеклу, давая ей всякий раз новый импульс к развитию, вследствие чего к моменту уборки она еще далеко не достигла зрелости.

4) Содержание коллоидов в свекле, получившей различное количество рыхлений при одном и том же водном и питательном режиме, но с разным воздушным и неодинаковой плотностью почвы, мало меняется, так как кислород, повидимому, не оказывает влияния на синтез гидрофильных коллоидов.

5) Что же касается накопления вредного азота, то, поскольку азотное питание и содержание влаги в почве оказывает влияние на его накопление в растении, во всех случаях получается невысокий процент его в корне.

Что касается данных по уборке свеклы, получившей за лето от 0 до 10 мотыжений с постепенным углублением, то здесь наблюдается весьма интересная картина: даже одно рыхление повышает урожай растений. В этой серии июньско-июльское рыхление является наиболее эффективным, так как в этот отрезок времени гормоны роста проявляют наиболее высокую активность. Средняя глубина рыхлений дала наиболее высокий эффект, а глубокое на 20 см не повысило урожая, так как, вероятно, при глубоком мотыжении, несмотря на большую осторожность и отдаление от рядка, частично разрывалась корневая прядь, что действовало неблагоприятно на развитие растений. Тем не менее мотыжение с постепенным углублением действовало положительно на урожай свеклы. Если принять за 100 урожай контрольных делянок, которые в течение лета не подвергались ни разу мотыжению, оптимальным количеством рыхлений является 6; все последующие рыхления менее эффективны, так как, хотя они и дают прибавку урожая, последняя выражается в незначительных величинах.

Сахаристость здесь колеблется от 15.3 до 16.7%; мотыжение мало влияло на синтез сахара в корне свеклы. Содержание коллоидов и вредного азота по всем делянкам колебалось также незначительно, выражаясь в близких величинах. Точно так же процент влажности в корнях и листьях, как и процент сухого вещества в клеточном соке, мало меняется на разных делянках.

В заключение по количеству рыхлений, произведенных в полевых условиях, следует отметить следующее.

1. Рыхления с постепенным углублением на черноземных почвах с последующим удалением от рядка являются более эффективными, чем рыхления, производимые на одну и ту же глубину в течение периода вегетации.

2. Преимущество углубляющегося рыхления перед постоянным заключается в том, что при первом уничтожается внутренняя корка, или подошва, которая понижает урожай свеклы.

3. Так как свекла за период вегетации поглощает значительное количество кислорода и особенно требовательна к доступу его в молодом возрасте, когда фотосинтетические и биохимические процессы в зеленом листе протекают довольно бурно, то каждое рыхление, независимо от его глубины, было эффективно в связи с частым поливом свеклы, когда на поверхности и глубже образуется корка.

4. Имевшиеся в этом опыте делянки без рыхления также дали высокий урожай корней, благодаря тому, что водный и питательный режим оказал свое положительное влияние на рост, а также и структура почвы, которая сохранялась от прошлой залежи.

5. Частота и глубина рыхлений оказывают влияние на величину урожая, но химический состав корня меняется мало под влиянием этого агротехнического приема.

Выводы

1. Выращивая свеклу при различных градациях влажности, а следовательно, при различном соотношении между водой и воздухом в почве, удалось показать, что растения дают наибольший урожайный эффект при соотношении между водой и воздухом, равном единице.

2. Так как корневая система сахарной свеклы потребляет значительное количество кислорода в процессе роста, то при частом и продолжительном аэрировании питательного раствора она значительно повышает урожай под влиянием широкого и свободного доступа кислорода к корням.

3. Применяя «стрижку» корневой системы свеклы, выращиваемой в водных культурах, удалось показать, что эта операция оказывает отрицательное влияние на урожай и сахаристость свеклы, причем июньско-июльские стрижки действуют более отрицательно на развитие растений, чем августовские, в связи с более медленным ростом свеклы в августе, чем в июне — июле.

4. В связи с частыми рыхлениями и подкормками свеклы, которые применяются в производственных условиях на огромных массивах, частично нарушается и подрезается корневая система растений, что безусловно оказывает отрицательное влияние на урожай свеклы. Исследования, проведенные по подрезке корней свеклы, показали:

а) подрезка в полевых условиях действует так же отрицательно, как и стрижка в водных культурах;

б) при одновременной подкормке и обрезке корней свеклы подрезка корневой системы не оказывает отрицательного влияния на урожай и сахаристость свеклы при достаточном содержании влаги в почве.

5. Применяя рыхление почвы под сахарную свеклу на одну и ту же глубину (10 см) во время вегетации от 0 до 10 раз, удалось показать, что каждое последующее рыхление давало повышение урожая корней и листовой массы, которое вызывалось улучшением водно-воздушного режима почвы. Свекла без рыхления или с незначительным количеством рыхлений дает не совсем правильную форму корня, но сжатую реповидную, а подчас вильчатую.

6. Что же касается рыхлений с постепенным углублением почвы, с последующим удалением от рядка, то они являются более эффек-

тивными, чем рыхления, производимые на одну и ту же глубину. Преимущество углубляющегося рыхления перед постоянным заключается в том, что при глубоких мотыжениях уничтожается внутренняя корка, которая влияет отрицательно на газообмен почвы, на урожай корня свеклы и его форму.

Отдел физиологии
Воронежская областная опытная станция.

Поступило
4. VIII. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Вент, Физиология растений, С. Л. Костычева, 1933.
[2] Демиденко Т. Т., Из Рез. вегет. опытов, 1928.
[3] Кройт, Коллоиды, 1934.
[4] Кудрявцева А. А., Н. А. Ж., 1924.
[5] Потапов Н. Г. и Станков Н. З., Доклады Академии Наук, 1934.
[6] Стоклаза Ю., Свекловодство, Ремера, 1931.
[7] Briggs G. E., Proc. Roy. Soc. of London, ser. B, v. 107, 1930.
[8] Brooks S. C., Protoplasma, v. VIII, 1929.
[9] Gorntner K., Hoffman W. E., Bot. Gaz., 1922.
[10] Lundegardh und Burstrom., Bioch. Zeitschr., 261, 1933.
[11] Newton K., Agric. Res., 1924.
[12] Newton K. und Gortner K., Bot. Gaz., 1922.
[13] Steward F. C., Protoplasma, Bd. X, 1932.

T. T. DEMIDENKO and G. R. MARTINOVA. PHYSIOLOGICAL GROUNDING OF THE FREQUENCY AND DEPTH OF MELLOWING THE SOIL TO SUGAR-BEETS

SUMMARY

1. By growing beets at various gradations of moisture, and therefore at various correlations between water and air in the soil we succeeded in showing that the plants give the greatest yield effect with correlation between water and air equal to unit.

2. As the root system of sugar beets uses a considerable amount of oxygen in the process of growth, therefore, with a frequent and prolongued aeration of the nutritive solution it increases considerably the yield under the influence of a broad and free admission of oxygen to the roots.

3. By using «clipping» of the root system of beets grown in water cultures it was possible to show that this operation has a negative effect upon the yield and sucrosity of beets, the June-July «clippings» acting more negatively on the development of the plants than the August ones; this is connected with a slower growth of the beets in August as compared with June-July.

4. In connection with frequent mellowing the soil and giving food to the beets which in productional conditions are applied over vast massives, the root-system of the plants is partially destroyed and is cut from beneath; this has certainly a negative influence on the yield of the beets. Researches carried out concerning cutting the beets roots from beneath have shown:

a) Cutting the roots from beneath in field conditions acts quite as negatively as does «clipping» in water cultures.

b) With a simultaneous «feeding» and «clipping» of the roots of beets the cutting of the root-system from beneath has no negative influence

on the yield and sucrosity of the beets when there is a sufficient content of moisture in the soil.

5. Applying mellowing of the soil to sugar-beets at one and the same depth (10 cm) during vegetation from 0 to 10 times, it was possible to show that each subsequent mellowing of the soil gave an increase in the yield of the roots and of the mass of leaves; this was called forth by the improvement of the water and soil regime in the soil. Beets without any mellowings of the soil or with only a few of the latter do not form a root quite regular in shape, but a somewhat compressed turnip-like, and sometimes a forked one.

6. As regards mellowing and a gradual deepening of the soil with a subsequent withdrawal from the row, they are more effective than mellowing of the soil made at one and the same depth. The advantage of the mellowings increasing in depth as compared with the constant one consists in the fact that with deep hoeing the inner crust is destroyed; this crust has a negative influence on the gas exchange of the soil, on the yield of the beet root, and on the latter's shape.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

М. М. МАЗАЕВА

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ К ХЛОРИДАМ И КАЛЬЦИЕФОБНОСТЬ РАСТЕНИЙ

(*Представлено академиком* Д. Н. Прянишниковым)

Исследованиями установлено отрицательное влияние хлоридов на урожай ряда растений. Вредное действие хлоридов связано не только с накоплением Cl, но и с накоплением Ca в растениях. Чувствительными к хлору являются кальциефобные растения. Существует параллелизм хлорофобности и кальциефобности растений.

В настоящее время хлор не относят к необходимым для растений питательным элементам ([6,29]). Потребность в нем растений не отмечена ни одним тщательно поставленным опытом. Тем не менее вопрос воздействия хлора на растения продолжает занимать исследователей.

Интерес к хлору со стороны агрохимиков и физиологов вызван тем, что он является одним из главных добавочных компонентов большинства калийных, некоторых азотных и азотно-калийных туков и, кроме того, в весьма значительных количествах встречается в засоленных почвах. Внося под растения хлорсодержащие удобрения или культивируя первые на засоленных почвах, поневоле сталкиваются с вопросом влияния хлора на растения.

Имеющиеся опыты ([21,24]) показывают, что хлор, не будучи для растений необходимым питательным элементом, но находясь по той или иной причине в почве, является для растений далеко не индиферентным веществом. Он может действовать на них как непосредственно, так и косвенно, изменяя происходящие в почве процессы. По воздействию хлора на урожай имеется большое число экспериментальных данных. Последние подчеркивают, что среди сельскохозяйственных культур встречаются чувствительные и нечувствительные к хлору растения. Так, достаточно точно установлено снижение урожая и крахмалистости клубней картофеля ([2,26,30,35,33]) и ухудшение горючести и падение урожая табака ([11,25,27]). В литературе ([1,24,34]) встречаются указания о хлорофобности хлопчатника, лука, огурцов, капусты, смородины и сахарного тростника. В последние годы, главным образом опытами НИУ ([8,9,16,22]), выявлено отрицательное отношение к хлору льна и конопли. Хлебные злаки, сахарная свекла и травы из семейства злаковых, как показали опыты ([2,5,16,31]), нечувствительны к хлору.

Но если отношение некоторых сельскохозяйственных культур к хлору достаточно полно изучено, то физиологическая сторона этого вопроса — причина чувствительности и нечувствительности

растений к хлору, сущность вредного влияния хлоридов на растения — далеко еще не выяснена. Между тем разрешение этих вопросов дало бы возможность свободнее ориентироваться в практике применения хлорсодержащих удобрений.

В одном из наших вегетационных опытов со льном, в котором хлор дал ясно выраженный отрицательный эффект на урожае (табл. 1), был проведен химический анализ соломы.

Таблица 1

Урожай на сосуд, в граммах

На сосуд емкостью 5 кг почвы вносилось: 0.6 г N, 0.5 г P_2O_5 и 1.008 г K_2O

Внесено в почву \ Почва	Оподзоленный суглинок		Деградированный чернозем	
	зерно	солома	зерно	солома
Без удобрений	3.20	8.02	3.41	8.29
Прец. + NH_4NO_3	7.05	15.87	7.09	20.30
Прец. + NH_4Cl	5.37	13.32	6.54	18.87
Прец. + NH_4NO_3 + K_2SO_4	8.06	21.61	7.73	20.29
Прец. + NH_4NO_3 + KCl	6.40	16.19	6.92	18.56
Прец. + NH_4Cl + KCl	5.19	12.58	6.02	16.28

Результаты анализа показали, что внесение в почву хлоридов вызывает в растении накопление Cl и CaO и падение калийно-кальциевого соотношения.

Внесено в почву	Найдено в растении			
	Cl%	CaO%	K_2O%	K_2O : CaO
Прец. + NH_4NO_3 + K_2SO_4	0.38	0.53	1.08	2.00 : 1
Прец. + NH_4NO_3 + KCl	0.55	0.71	0.98	1.38 : 1
Прец. + NH_4Cl + KCl	0.91	0.85	0.82	0.96 : 1

Сопоставление полученных в опыте урожайных и аналитических данных позволило предположить, что вредное действие хлоридов на льне обусловлено не только накоплением в нем хлора, но и нарушением калийно-кальциевого питания растений.

Таблица 2

Содержание Cl, CaO и K_2O в соломе льна на двух типах почвы

Внесено в почву \ Почва	Оподзоленный суглинок						Деградированный чернозем					
	найдено в растении				урожай (в г) на сосуд		найдено в растении				урожай (в г) на сосуд	
	Cl%	CaO%	K_2O%	K_2O : CaO	зерно	солома	Cl%	CaO%	K_2O%	K_2O : CaO	зерно	солома
Прец. + NH_4NO_3 + KCl	0.55	0.71	0.98	1.38 : 1	6.40	16.19	0.66	0.64	1.22	1.90 : 1	6.92	18.55
Прец. + NH_4Cl + KCl	0.91	0.85	0.82	0.96 : 1	5.19	12.58	0.96	0.82	1.33	1.60 : 1	6.02	16.28

Как видно из табл. 1 и 2, на деградированном черноземе отрицательное влияние хлора на льне проявилось менее резко, чем на оподзоленном суглинке. В растениях же на черноземе найдено большое содержание хлора, но вместе с тем большее и с увеличением внесенного в почву хлора менее резко падающее калийно-кальциевое соотношение, чем на оподзоленном суглинке.

Для подтверждения зависимости вредного действия хлоридов на льне и с накоплением в нем Ca и нарушением калийно-кальциевого соотношения был поставлен вегетационный опыт, в котором по фону NPK хлор давался в форме NaCl и $CaCl_2$. В литературе нередко отмечается[3], что хлориды увеличивают подвижность почвенного кальция. Если отрицательное влияние хлоридов на льне связано с увеличением подвижности почвенного кальция и накоплением его в растении, то, внося $CaCl_2$, мы создавали (при определенной дозе хлора) максимально возможное количество воднорастворимого кальция в почве, а следовательно, могли ожидать большего его накопления в растении и большую, чем в случае внесения той же дозы NaCl, депрессию урожая.

Результаты опыта подтвердили наше предположение. Уже вскоре по появлении всходов было видно, что при всех дозах хлора лен по $CaCl_2$ рос хуже, чем по NaCl. Например, при 120 м.-экв. хлора на сосуд отрицательное действие $CaCl_2$ было настолько велико, что растения по своему росту отставали даже от растений на неудобренной почве, в то время как по NaCl они были несколько выше последних. К концу вегетации разница в действии $CaCl_2$ и NaCl несколько нивелировалась, но в основном, как показывают приведенные в табл. 3 урожайные данные, картина осталась та же.

Таблица 3

Действие NaCl и $CaCl_2$ при разных дозах; почва — оподзоленный суглинок; на сосуд емкостью 5 кг почвы вносилось: 0.4 г N; 0.5 г P_2O_5 и 0.7 г K_2O

Внесено в почву	Урожай (в г)		Урожай, в %	
	зерно	солома	зерно	солома
Без удобрений	2.30	7.22	29	40
NPK [$CaH_2PO_4 + KNO_3 + Ca(NO_3)_2$]	7.90	17.88	100	100
NPK + 30 м.-экв. NaCl	6.64	16.24	84	91
NPK + 30 м.-экв. $CaCl_2$	6.72	15.17	85	85
NPK + 60 м.-экв. NaCl	5.02	15.23	64	85
NPK + 60 м.-экв. $CaCl_2$	3.00	14.41	38	81
NPK + 120 м.-экв. NaCl	2.06	11.29	26	62
NPK + 120 м.-экв. $CaCl_2$	0.72	8.75	9	49

С увеличением дозы NaCl и $CaCl_2$ падал урожай зерна и соломы льна. Но уже при 60 м.-экв. хлора на сосуд $CaCl_2$ дал большее снижение урожая, чем NaCl. Более вредное действие $CaCl_2$, как и повышение дозы хлора, значительно резче проявилось на зерне.

Это подчеркивает, что при внесении хлоридов и при повышении подвижного кальция в почве возникают для растения сходные действующие факторы, т. е. урожайные данные как бы указывают на связь вредного действия хлора с кальциевым питанием растений.

Химический анализ соломы льна (табл. 4), как и в предыдущем опыте, показал по хлоридам увеличение содержания Cl, CaO и па-

дение соотношения калия к кальцию. С возрастанием дозы внесенного в почву хлора все эти моменты становились более ярко выраженными.

Таблица 4

Содержание Cl, CaO и K_2O в соломе льна по NaCl и по $CaCl_2$

Внесено в почву	Найдено в растении				Урожай (в процентах)	
	Cl%	CaO%	K_2O%	K_2O : CaO	зерно	солома
Без удобрений	0.36	0.71	1.14	1.60 : 1	29	40
NPK	0.36	0.59	1.56	2.64 : 1	100	100
NPK + 30 м.-экв. NaCl	0.49	0.59	1.15	1.95 : 1	84	91
NPK + 30 м.-экв. $CaCl_2$	0.63	0.68	1.42	2.08 : 1	85	85
NPK + 60 м.-экв. NaCl	0.57	0.65	1.17	1.80 : 1	64	85
NPK + 60 м.-экв. $CaCl_2$	0.65	0.97	1.64	1.69 : 1	39	81
NPK + 120 м.-экв. NaCl	1.36	1.04	1.19	1.14 : 1	26	63
NPK + 120 м.-экв $CaCl_2$	1.50	1.86	1.75	0.94 : 1	9	49

Замена хлористого натрия $CaCl_2$, т. е. повышение количества подвижного кальция в почве, при всех дозах также сопровождалась увеличением процента CaO и Cl и, начиная с 60 м.-экв., более резким падением калийно-кальциевого соотношения в растении. Следовательно, повышение содержания подвижного кальция в почве в нашем опыте усиливало характерные для хлоридов процессы в растении, результатом чего, повидимому, и была более резкая депрессия урожая.

Рассмотрение табл. 4 также подчеркивает, что отрицательное действие хлоридов на льне обусловлено не только накоплением в нем хлора и изменением абсолютных количеств калия и кальция, но и снижением соотношения между последними. Так, по 30 м.-экв. NaCl и $CaCl_2$, при которых в растениях соотношение K_2O : CaO было почти одинаково, получены и одинаковые урожаи, хотя содержание Cl, K_2O и CaO по ним было различно. Разница в действии NaCl и $CaCl_2$ на урожае проявилась при 60 м.-экв., когда и в растении имело место значительное различие в калийно-кальциевом соотношении.

Известно [23], что лен является кальциефобом и отрицательное влияние извести на нем в первую очередь и значительно резче проявляется на урожае семян. Одной из причин вредного действия извести некоторые исследователи [4,18] считают повышение подвижного кальция в почве и разрушение вследствие этого калийно-кальциевого питания растений. Д. В. Дружинин в своей работе [4] приводит данные, показывающие падение соотношения K_2O : CaO в цветоносной части стебля льна по извести.

В нашем опыте со льном по хлоридам и по извести наблюдались общие для них изменения в развитии и зольном составе растений.

Прежде всего отметим, что вредное влияние извести, внесенной нами из расчета двойной гидролитической кислотности почвы, было

настолько велико, что привело к почти полному отсутствию семян. При совместном внесении ее с хлоридами отрицательное действие последних на соломе было усилено.

Дозы хлора	Снижение по фонам (в г)	
	NPK	NPK + $CaCO_3$
60 м.-экв. $CaCl_2$	3.91	7.05
120 м.-экв. $CaCl_2$	9.13	22.98

Химический анализ (табл. 5) показал, что известь, как и хлориды, вызвала в соломе льна накопление CaO и резкое падение калийно-кальциевого соотношения.

Таблица 5

Влияние извести на накопление Cl, CaO и K_2O в соломе льна

Внесено в почву	Найдено в растении			
	Cl%	CaO%	K_2O%	K_2O : CaO
NPK	0.36	0.59	1.56	2.64 : 1
NPK + $CaCO_3$	0.32	0.86	1.05	1.22 : 1
NPK 60 м.-экв. $CaCl_2$	0.65	0.97	1.64	1.69 : 1
PK + 60 м.-экв. $CaCl_2$ + $CaCO_3$	0.76	1.16	1.60	1.37 : 1
PK + 120 м.-экв. $CaCl_2$	1.50	1.86	1.75	0.94 : 1
PK + 120 м.-экв. $CaCl_2$ + $CaCO_3$	2.30	3.42	1.22	0.36 : 1

Добавление извести к хлоридам усилило идущие под их влиянием накопление Cl, CaO и уменьшение соотношения K_2O : CaO в растениях, с чем, вероятно, и связано увеличение депрессии урожая соломы от хлора по известкованному фону.

При внесении в почву хлоридов и извести наблюдалось удлинение вегетационного периода растений и торможение процесса образования семян. Растения цвели, но образования коробочек не происходило. Для хлора эти явления становились более ярко выраженными с повышением его дозы и с заменой хлористого натрия $CaCl_2$.

Сходство в действии хлоридов и извести на льне проявилось и на качестве тресты.

Внесено в почву	Процент волокна	
NPK	21.75	21.80
NPK	21.86	
NPK + 60 м.-экв. NaCl	21.00	20.65
NPK + 60 м.-экв. NaCl	20.30	
NPK + 60 м.-экв. $CaCl_2$	19.30	19.30
NPK + 60 м.-экв. $CaCl_2$	19.30	
NPK + $CaCO_3$	16.62	17.23
NPK + $CaCO_3$	17.84	
NPK + $CaCO_3$ + 60 м.-экв. $CaCl_2$	16.83	16.08
NPK + $CaCO_3$ + 60 м.-экв. $CaCl_2$	15.34	

Хлор и в более резкой степени известь снизили процент выхода волокна, причем при одной и той же дозе хлора снижение по $CaCl_2$ было вдвое больше, чем по NaCl.

Эти общие для хлоридов и извести моменты, наблюдаемые на льне, тоже указывают на связь отрицательного действия хлора с нарушением калийно-кальциевого питания растений. Физиологиче-

ская сущность этого вопроса не выяснена. В литературе имеются указания [17], что при преобладании кальция над калием нарушается азотный обмен растений.

В общем результаты наших опытов со льном говорят за то, что при внесении хлорсодержащих удобрений и извести в почве, наряду с целым рядом происходящих при этом различий, возникает общий для них момент — повышение количества подвижного кальция, что при наличии в почвенном растворе легкоподвижных анионов OH' и Cl' ведет к накоплению Ca и падению соотношения $K_2O : CaO$ в растении и поэтому, повидимому, является одним из решающих факторов развития этого кальциефоба льна.

Исходя из этого, мы предположили, что чувствительными к хлору могут быть и другие кальциефобные растения.

На оподзоленном суглинке нами был поставлен вегетационный опыт с желтым люпином (*Lupinus luteus*) и красным дигиталисом (*Digitalis purpurea*), об отношении которых к хлору в литературе почти нет никаких указаний. Чувствительность же их к кальцию достаточно точно установлена [12, 13, 19, 28].

Хлор вносился в форме потазота (смесь хлористого аммония с хлористым калием), действие которого сравнивалось с эквивалентной смесью $(NH_4)_2SO_4 + K_2SO_4$. Уже в самом начале вегетации люпин и дигиталис проявили свою чувствительность к хлору. Оба растения по потазоту росли хуже, чем по эквивалентной смеси $(NH_4)_2SO_4 + K_2SO_4$. При двойной дозе N отрицательное действие хлора в потазоте было настолько велико, что бо́льшая часть растений в этих сосудах совершенно погибла.

По хлоридам на люпине, помимо угнетения роста, наблюдалось удлинение вегетационного периода растений, т. е. то, что имело место и в опытах со льном. На дигиталисе это явление нам не удалось проследить, так как это двухлетнее растение было в опыте лишь в первый год его развития.

На окончательном урожае разница в действии потазота и эквивалентной смеси $(NH_4)_2SO_4 + K_2SO_4$ характеризуется цифрами, приведенными в табл. 6.

Таблица 6

Действие сульфатов и хлоридов при разных дозах N; фон — 0.3 г P_2O_5 на сосуд емкостью 3 кг почвы

Растение / Внесено в почву	Желтый люпин		Красный дигиталис	
	урожай			
	г	%	г	%
Без удобрений	17.52	100	15.42	100
Фон + потазот при 0.4 г N на сосуд	20.65	118	15.52	101
Фон + $(NH_4)_2SO_4 + K_2SO_4$ при 0.4 г N на сосуд	26.77	153	22.37	145
Фон + потазот при 0.8 г N на сосуд	3.87	22	2.30	15
Фон + $(NH_4)_2SO_4 + K_2SO_4$ при 0.8 г N на сосуд	31.55	181	23.37	145

Урожайные данные показали ту же картину, которая наблюдалась и во время вегетации. Потазот действовал хуже, чем эквива-

лентная ему смесь $(NH_4)_2SO_4 + K_2SO_4$. При 0.4 г N на сосуд потазот на люпине дал значительно меньший прирост урожая, чем сульфатное NK. На дигиталисе совсем не было никакого прироста. С увеличением дозы азота по $(NH_4)_2SO_4 + K_2SO_4$ рос и урожай обоих растений. По потазоту же при этом получено громадное снижение урожая. Отрицательное действие хлора, внесенного с двойной дозой потазота, было настолько велико, что привело почти к полной гибели растений.

Следовательно, опыт показал, что взятые нами кальциефобы оказались чувствительными к хлору, т. е. наблюдается параллелизм кальциефобности и хлорофобности растений.

Результаты химического анализа (табл. 7) люпина и дигиталиса подчеркнули в их зольном составе по хлоридам те же самые особенности, которые наблюдались на льне.

Таблица 7

Содержание Cl, CaO и K_2O в растениях

Растение / Внесено в почву	Желтый люпин				Красный дигиталис			
	найдено в растении							
	Cl%	CaO%	K_2O%	K_2O:CaO	Cl%	CaO%	K_2O%	K_2O:CaO
Фон + потазот при 0.4 г N на сосуд	2.89	1.31	2.85	2.17 : 1	3.31	1.88	4.85	2.58 : 1
Фон + $(NH_4)_2SO_4 + K_2SO_4$ при 0.4 г N на сосуд	0.35	0.84	2.41	2.87 : 1	0.60	1.35	3.94	2.91 : 1
Фон + потазот при 0.8 г N на сосуд	4.40	1.76	3.08	1.69 : 1	3.49	2.31	3.55	5.29 : 1
Фон + $(NH_4)_2SO_4 + K_2SO_4$ при 0.8 г N на сосуд	0.31	0.69	2.71	3.92 : 1	0.50	0.98	5.38	1.53 : 1

Хлориды по сравнению с сульфатами вызвали в обоих растениях повышение содержания Cl, CaO и снижение калийно-кальциевого соотношения. Особенно резкая разница была при 0.8 г N на сосуд.

На дигиталисе вторая доза потазота (при 0.8 г N), столь губительно действующая на развитие растений, по сравнению с первой повышала содержание хлора очень незначительно, но резко уменьшала соотношение K_2O : CaO. Это подчеркивает, что и на этих растениях отрицательное действие хлоридов связано не только с накоплением хлора, но и с падением калийно-кальциевого соотношения в них.

Д. Н. Прянишников ([32]) указывает, что при кислой реакции аммиак из хлористого аммония быстрее поступает в растения, чем из сернокислого аммония. Поэтому в описанном выше опыте отрицательный эффект от потазота на люпине, как чувствительном к аммиаку растении, связан, возможно, не только с накоплением хлора и падением соотношения K_2O : CaO, но и с повышением содержания аммиака внутри растения. Но этот момент, если и имел место, все же, повидимому, не является основным, определяющим высоту урожая по потазоту, так как в другом нашем опыте, как будет видно в дальнейшем, вредное действие хлора на люпине проявилось и при внесении в почву почти всего азота в нитратной форме.

В вегетационном опыте с гречихой, о которой в литературе встречаются указания на ее чувствительность к хлору и к извести, наблюдались те же самые положения, что и на других растениях.

Таблица 8

Действие хлоридов на урожай и зольный состав гречихи
Почва — оподзоленный суглинок

На сосуд емкостью 5 кг почвы вносилось: 0.42г N; 0.71г K_2O и 0.5г P_2O_5

Внесено в почву	Урожай (в г)		Найдено в растении			
	зерно	солома	Cl%	CaO%	K_2O%	K_2O:CaO
Без удобрений	5.50	7.75	0.52	1.51	2.38	1.58 : 1
P_2O_5 $(NH_4)_2SO_4$ + K_2SO_4	19.65	23.07	0.32	1.48	2.46	1.66 : 1
P_2O_5 NH_4Cl + KCl	9.80	16.87	3.17	1.89	2.92	1.54 : 1
P_2O_5 + NH_4Cl + KCl + 45 м.-экв. NaCl	1.37	2.87	3.92	4.01	2.23	0.56 : 1

Хлор дал падение урожая зерна и соломы, возрастающее с повышением его дозы. Отрицательное его влияние сильнее проявилось на урожае зерна. Внесение хлоридов в почву сопровождалось накоплением Cl, CaO и снижением соотношения калия к кальцию в соломе гречихи. Результаты химического анализа и на гречихе показали, что вредное действие хлоридов связано не только с накоплением хлора в растении. Добавка NaCl к хлористому NK, давшая очень сильное снижение урожая зерна и соломы, содержание хлора в растении увеличила относительно слабо. Но накопление кальция и уменьшение соотношения K_2O : CaO при этом было очень резким, чем, вероятно, и обусловлена почти полная гибель растений в этом случае.

Для подтверждения параллелизма хлорофобности и кальциефобности растений был поставлен вегетационный опыт с семью растениями. Были взяты: желтый люпин (*Lupinus luteus*), красный дигиталис (*Digitalis purpurea*), сераделла (*Ornithopus sativum*), гречиха (*Polygonum fagopyrum*), табак (*Nicotiana rustica*), щавелек (*Rumex acetosella*) и черноголовка обыкновенная (*Brunella vulgaris*).

Об отношении этих растений к хлору, за исключением табака и гречихи, в литературе не встречается почти никаких замечаний. Кальциефобность же каждого из них в той или иной степени установлена [7, 10, 15, 28].

Чтобы проследить чувствительность растений к хлору и к извести в одинаковых условиях, в опыте были поставлены сосуды с хлором и с кальцием, а также и с совместным их внесением. В последнем случае совместное внесение двух факторов, повышающих количество подвижного кальция в почве, должно было дать бо́льшую депрессию на растениях, чем в первых двух случаях.

По фону NPK (0.4г P_2O_5 в форме NaH_2PO_4, 0.7 г K_2O — KNO_3, 0.42 г N — KNO_3 и NH_4NO_3 на сосуд емкостью 5 кг почвы) хлор вносился в форме NaCl в количестве 70 м.-экв. на сосуд, а известь (химически чистый $CaCO_3$) давалась из расчета двойной гидролитической кислотности почвы.

Уже почти в самом начале вегетации на росте всех растений было видно угнетающее действие хлора и извести. Совместное их внесение, как мы и ожидали, привело к очень резкой депрессии роста.

На однолетних растениях хлор и известь, как и в ранее описанных

опытах, помимо угнетения роста, вызвали удлинение вегетационного периода. Образование стебельков у щавеля, начало цветения люпина, табака, гречихи и сераделлы по хлористому натрию и извести наступало на несколько дней позднее, чем в случае внесения в почву лишь фона NPK. На двухлетних растениях — дигиталисе и черноголовке — этого не удалось проследить, так как они были в опыте лишь в первый год их развития.

Вредное влияние хлора и извести, наблюдавшееся в начале вегетации, сохранилось на всех растениях, за исключением табака и отчасти гречихи, до момента уборки урожая. Табак, отрицательно реагируя на хлор и известь в первых стадиях своего развития, к моменту цветения начал быстро расти и накоплять растительную массу. Подобная картина наблюдалась и на вегетативных органах гречихи.

На окончательном урожае действие хлора и извести выразилось следующими цифрами (табл. 9).

Таблица 9

Урожай на сосуд (в г)

Почва — оподзоленный суглинок

Растение	Дигиталис	Сераделла	Черноголовка	Щавелек	Люпин		Гречиха		Табак
Внесено в почву	общий	общий	общий	общий	зерно	солома	зерно	солома	общий
Без удобрений	17.22	15.95	8.82	6.76	6.12	23.42	7.47	11.15	11.60
NPK	31.22	26.40	15.25	14.68	7.07	31.57	22.74	27.18	30.10
NPK + NaCl	12.02	19.67	7.65	10.38	5.09	25.55	16.27	24.88	32.75
NPK + $CaCO_3$	14.55	8.25	11.92	4.02	Нет	1.26	9.47	39.98	37.90
NPK + $CaCO_3$ + NaCl . .	4.90	1.05	1.70	2.22	Нет	0.80	9.20	27.80	36.20

На всех растениях, за исключением табака, хлор и известь вызвали снижение урожая. Особенно резкое падение урожая было при совместном их внесении. Вредное действие в данном случае было настолько велико, что некоторые экземпляры люпина, сераделлы, черноголовки и щавелька совершенно погибли. Урожай табака, чувствительность которого к хлору и к извести в первых стадиях развития была ярко выражена, не был снижен ни по хлору, ни по извести. В обоих случаях было даже некоторое повышение урожая против фона NPK. Это растение в отличие от других как-то справилось с неблагоприятным влиянием хлора и извести, резко сказавшимся в начале его вегетации, и по созревании не дало по ним снижения урожая.

Как видно из вышеизложенного, результаты этого опыта подтвердили наличие параллелизма между чувствительностью к хлору и кальциефобностью растений. Все взятые нами в опыте растения оказались чувствительными и к хлору и к извести.

Это обобщающее положение в хлорофобности растений несколько помогает ориентироваться в практике применения хлорсодержащих удобрений в сельском хозяйстве. Оно прежде всего позволяет предвидеть действие хлоридов на некоторые растения, с которыми не ставилось еще соответствующих опытов.

Но чтобы иметь возможность свободно говорить о действии хлорсодержащих удобрений на то или иное растение и, главное, уметь

устранять отрицательное влияние хлора, необходимо детально изучить происходящее под влиянием хлоридов изменение физиологических и биохимических процессов в растении.

Выводы

1. Наличие хлора в удобрениях является весьма существенным моментом в эффективности их на урожае некоторых сельскохозяйственных культур. При известных условиях хлориды оказывают на растения столь вредное действие, что приводят к полной их гибели.

2. Внесение хлоридов в почву, повышающее в ней количество подвижного кальция, вызывает в растениях не только накопление Cl, но и CaO.

3. Отрицательное влияние хлоридов на чувствительных к хлору растениях обусловлено не только накоплением в них хлора и изменением абсолютных количеств кальция и калия, но и падением соотношения $K_2O : CaO$ в растениях.

4. Чувствительными к хлору являются кальциефобные растения, т. е. существует параллелизм чувствительности к хлоридам и кальциефобности растений.

5. Хлор и кальций вызывают, помимо снижения урожая, удлинение вегетационного периода чувствительных к ним растений.

Научный институт по удобрениям и инсектофунгисидам.
Москва

Поступило
7. XII. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Антошин С. П., Труды НИУИФ, вып. 120, 1934.
[2] Бельский В. П., Труды НИУИФ, вып. 94.
[3] Демиденко Т. Т., Научно-агрономический журнал, 1926.
[4] Дружинин Д. В., Из результатов вегет. опытов, т. 15. 1930.
[5] Дружинин Д. В., «Калий», № 1, 1934.
[6] Костычев С. П., Физиология растений, ч. I, 1933.
[7] Кочеткова В. П., Сборник статей под рук. Я. С. Самойлова.
[8] Мазаева М. М., Труды НИУИФ, вып. 136, 1937.
[9] Мельникова Т. С., Корицкая Т. Е., Труды НИУИФ, вып. 136, 1937.
[10] Отрыганьев А. В. и Баланда, Труды Научного ин-та опытного табаководства, вып. 31, 1926.
[11] Отрыганьев А. В., Труды Научного ин-та табачной промышленности, вып. 84, 1932.
[12] Перитурин Ф. Т., Из результатов вегет. опытов, т. 12, 1920.
[13] Прянишников Д. Н., Из результатов вегет. опытов за 1904, 1906, 1907 гг.
[14] Прянишников Д. Н., Частное земледелие, 1931.
[15] Смирнов А. П., «Удобрение и урожай», № 5, 1929.
[16] Соколов А. В., Труды НИУИФ, вып. 136, 1937.
[17] Турчин Ф. В., Труды НИУИФ, вып. 136, 1937.
[18] Тюлин А. Ф., Труды НИУ, вып. 18, 1923.
[19] Чернавин А. С., Руководство по применению удобрений под лекарственные и эфироносные растения, 1933.
[20] Чириков Ф. В., Из результатов вегет. опытов, т. 8, стр. 297.
[21] Шапиро Г., Труды НИУИФ, вып. 136, 1937.
[22] Щерба Р. В., Руководство-справочник по применению удобрений под лен, 1932.
[23] Щерба С. В, Труды НИУИФ, вып. 106, 1933.
[24] Becker A, Angewandte Botanik, B. 12, H. 2, 1933.
[25] Coolhas C., Die Ernährung der Pflanze, B. 32, H. 5, 1935.
[26] Englas O., Die Ernährung der Pflanze, H. 16, 1930.
[27] Garner W. W., Journal Agric. Research, v. 40, № 7, 1930.
[28] Hielde Schröter, Zeitschrift f. Pflanzenern. Düng. u. Bodenkunde. T. AH, 1/3, 1883.
[29] Honcamp F., Handbuch der Pflanzenernährung und Düngerlehre, B. 1.
[30] Kunke A., Die Ernährung der Pflanze, B. 31, H. 5, 1936.
[31] Lipman C., Soil Science, v. 22, p. 303—323, 1926.

[32] Prianischnikow D. N. u. Iwanowa W. S., Bodenfruchtbarkeit und Anwendung der Dünger in der UdSSR, 1933.
[33] Siollema B., Journ. für Landw., B. 47, H. 4, 1899.
[34] Skiner, Journal of the Amer. Soc. of Agronomy, v. 23, № 1, 1931.
[35] Suchting H., Die landw. Versuch. Stationen, B. LXI, 1905.

M. M. MAZAEVA. SENSITIVENESS TO CHLORIDES AND CALCIUMPHOBIA OF PLANTS

SUMMARY

1. The presence of chlorine in fertillizers is quite an essential moment in their efficiency on the yield of some farm crops. Under some conditions chlorine acts so harmfully upon plants that it leads to their complete destruction.

2. The negative influence of chlorides upon plants sensitive to chlorine depends not only on the accumulation in them of chlorine and on the change of the absolute amounts of calcium and potassium, but also on the decrease of the ratio between them in the plants.

3. The itroduction of chlorides into the soil raising the amount of mobile calcium in it stimulates not only an accumulation of Cl in the plants, but also of CaO and a decrease of the ratio $K_2O : CaO$.

4. The calciumphobs plants are sensitive to chlorine, i. e. there exsists in the plants a paraleelism of chlorphobia and of calciumphobia.

5. Besides lowering the yield, chlorine and lime lengthens the vegetational period of the plants sensitive towards them.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. А. ИСАКОВА

О ЗНАЧЕНИИ БАКТЕРИАЛЬНЫХ КОМПЛЕКСНЫХ УДОБРЕНИЙ И ПОДКОРМОК ИМИ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПШЕНИЦЫ И САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Значение бактериальных удобрений, вошедших в практику сельского хозяйства, известно,— обычными препаратами являются нитрагин и азотоген. Однако не меньшее значение имеет и тот микробиологический комплекс, который селектируется корневыми системами растений. Добавление азотобактера к бактериоризным микроорганизмам дает возможность значительно повысить урожаи пшеницы и сахарной свеклы. Так же как подкормка растений минеральным питанием, имеет громадное значение и подкормка растений бактериальным комплексом на определенной стадии развития.

Почвенные бактерии и растения, находясь в теснейшем контакте в течение всего периода развития, испытывают постоянное взаимодействие. Растение, выделяя корневой системой органические и неорганические вещества в почву, создает все условия для селекции определенных комплексов. Отобранные растением бактерии находятся в тесной синергии с последним. Таким образом определенная культура растений всегда изменяет почвенный микробный комплекс в определенном направлении, т. е. она способствует накоплению и преобладанию в почве одних бактерий и снижению количества других. Растение в почве создает подобие элективных сред и отбирает тех микробов, которые могут их использовать.

При составлении севооборотов необходимо учитывать фактор насыщенности почвы той или иной микрофлорой, не в меньшей степени, чем изъятие растением элементов минерального питания.

Наши работы показали, что различные растения селектируют на корневых системах строго индивидуальные бактериальные комплексы, которые неодинаково влияют на развитие растений.

Наши наблюдения подтверждаются работами с культурой сорго. Оказывается, что сорго резко отрицательно действует в качестве предшественника на другие растения. Вредное воздействие сорго стремились объяснить накоплением в почве токсинов, забывая о том, что органические корневые выделения немедленно используются бактериальной микрофлорой. Пожалуй, более правдоподобным было бы объяснить угнетение последующей культуры накоплением культурой сорго таких микроорганизмов, которые явно вредят развитию последующих растений.

Наблюдения практиков показывают, что даже на очень плодород-

ных почвах саженцы яблони отказываются укореняться после культуры капусты; повидимому, и здесь микробиологический фактор играет важную роль. Однако имеется ряд практических наблюдений, свидетельствующих о положительном действии одних культур на другие,— например, лен идет превосходно по клеверищу, а твердая пшеница по пласту. Обычно этот факт объясняется созданием определенной структуры почвы клевером и травяным полем. С нашей точки зрения такое объяснение односторонне. Отрывочные наблюдения показывают, что для льна очень благоприятен микробный комплекс, создаваемый клевером безотносительно к структурности взятой почвы.

Кроме вопроса о севооборотах, не менее существенным для практики является вопрос бактериальных удобрений под небобовые культуры. Работами как русских, так и иностранных авторов (Гейнце, Гильтнер, Липман, Стоклаза, Шелоумова, Демиденко и многих других) установлено, что азотобактер, внесенный в почву, дает по различным культурам положительный эффект. Это воздействие авторы склонны объяснять свойством азотобактера усваивать атмосферный азот. Однако они признают, что различные штаммы азотобактера неодинаково активны при внесении в почву. Имеются также наблюдения, что азотобактер лучший эффект показывает на второй год культуры. Учитывая фактор азотфиксации, авторы совсем игнорируют вторую сторону работы азотобактера,— это продукцию гетероауксина, которая у различных культур азотобактера выражена различно (Ленвинг).

Кроме того, имеются указания, что некоторые растения (пшеница) неодинаково реагируют в опытах с внесением азотобактера. В этом случае встает вопрос о подыскании лучших штаммов, вопрос о применении чистого воздействия азотобактера или смешанных культур. С нашей точки зрения смесь азотобактера с активизированной микрофлорой будет иметь весьма существенное значение. При работе с чистыми культурами исследователь не учитывает факта взаимодействий между бактериями, которые порою вовсе не идут в направлении синергии, а, наоборот, складываются в антагонистические отношения.

Поставленные выше вопросы имеют и практическую и теоретическую значимость, но останавливаться на разборе их вне связи с публикуемой работой не входит в нашу задачу. Целью нашей работы было установить, какое взаимодействие складывается между растением и комбинированными бактериальными комплексами. К рассмотрению ее результатов мы и переходим.

Цель исследования и подготовка опытов

Опытами 1936 г., проведенными с культурами пшеницы и горчицы, установлено, что микробный комплекс, населяющий бактериоризы растений, строго индивидуален в каждом отдельном случае и весьма существенно влияет на развитие опытных растений. Они показали необходимость закладки новых опытов для более детального изучения вопроса. Зимой 1937 г. был проведен ряд исследований с двумя культурами: пшеницей Hordeiforme № 189 и сахарной свеклой сорт «Уладовка». Необходимо было разрешить ряд задач относительно воздействий микроорганизмов на растение: во-первых, нужно было подыскать наиболее эффективные микробиологические комплексы для взятых растений; во-вторых, выяснить вопрос о влиянии повторных бактериальных воздействий и наиболее благоприятных сроков их внесения; в-третьих, разрешить вопрос о влиянии бактериальных

удобрений на изъятие растением фосфора и азота из почвы. Разрешение этих вопросов помогло бы объяснить некоторое ускорение в развитии растений, наблюдавшееся при внесении бактериальных комплексов под пшеницу и горчицу в 1936 г., наметить рациональные сроки внесения бактериальных удобрений, в частности, разрешить вопрос о том, насколько эффективна обработка семенного материала бактериальной взвесью.

Исходя из этих задач, нами была разработана следующая схема опытов:

1. Контроль — семена высеяны в естественную почву.
2. Бактериориза гороха — растения получили бактериальное удобрение.
3. Бактериориза пшеницы — растения получили бактериальное удобрение.
4. Бактериориза люпина — растения получили бактериальное удобрение.
5. Азотобактер в чистой культуре — растения получили бактериальное удобрение.
6. Бактериориза гороха + азотобактер — растения получили бактериальное удобрение.
7. Бактериориза люпина + азотобактер — растения получили бактериальное удобрение.
8. Бактериориза пшеницы + азотобактер — растения получили бактериальное удобрение.

Опыты заложены в 4-кратной повторности.

Каждый вариант разбивался на три группы опытов.

1-я группа. Растения получали бактериальное воздействие в виде обработки семян взвесью бактерий в течение 24 часов с последующим высевом.

2-я группа. Проведена первичная обработка семенного материала с последующим добавлением бактериальной взвеси в количестве 25 см³ на сосуд в стадию кущения.

3-я группа. Кроме двух указанных выше воздействий, вносилось еще добавочное бактериальное воздействие в стадию выхода в трубку в количестве 25 см³ на сосуд.

Таким образом каждый вариант имел 12 опытных вазонов и каждая группа опытов 4 вазона. Примерно та же схема была оставлена и для свеклы с заменой бактериоризы пшеницы бактериоризой свеклы.

Для опытов с пшеницей нами взят тяжелый подзолистый суглинок, на котором без внесения удобрений урожаи в полевых условиях получались очень низкие. Перед набивкой сосудов почва смешивалась с песком в отношении 1 : 2. Никаких добавочных минеральных удобрений в почву не вносилось. Растению было предоставлено пользоваться запасом питательных веществ, находящихся в почве.

Взвесь бактерий для обработки семян и, в дальнейшем, растений получалась нами путем отмывки корневых систем растений, специально выращиваемых в небольших сосудах.

Объектами для получения бактериориз служили горох, люпин, пшеница и свекла. Пятнадцатидневные растения осторожно вынимались из сосуда вместе с комком почвы, последняя отряхивалась от корней, после чего отбирались наиболее свежие корни в количестве 5 г. Они переносились в колбу и заливались водопроводной, не стерилизованной водой в количестве 500 см³. После минутного встряхивания бактериальная взвесь шла в употребление. В случае комбинированного воздействия азотобактера и бактериоризы поступали следую-

щим образом: две пробирки агаровой культуры азотобактера смывались водопроводной водой в колбу на 500 см³, из полученной взвеси 10 см³ переносились в колбу с бактериоризным комплексом

Опыты с пшеницей

Посев пшеницы произведен 26/I 1937 г.

Все опытные растения получили бактеризацию непосредственно перед посевом в виде обработки семян, вторые группы получили повторную обработку 16/II 1937 г. и третьи 21/II 1937 г. получили последнюю подкормку. Наблюдения над развитием растений показали в первой стадии некоторое ускорение у вариантов, получивших бактериальный комплекс без добавления к нему азотобактера, и заметное отставание в развитии контрольных растений, получивших комбинированное воздействие азотобактера и бактериориз.

Фиг. 1

Развитие пшеницы по бактериоризе люпина в стадию выхода в трубку: № 2 — контроль; № 30 — двукратное воздействие; № 34 — трехкратное воздействие

Это отставание в развитии не сгладилось до созревания. Прохождение всех стадий развития наступало у первой группы раньше от 10 до 13 дней сравнительно с контролем.

При более тщательном наблюдении оказалось, что первые растения были заметно длиннее, с более тонким стеблем, они заметно тянулись, последние же тянулись меньше, они обладали более толстой соломой и мощной листвой. Листовая пластинка их была значительно шире и лист больше. Вообще они имели более мощный и крепкий вид, хотя по длине в первый период развития до колошения они значительно отставали.

Ввиду того, что опыт был поставлен в зимнее время и растения ощущали недостаток в освещении, дополнительно давался электрический свет.

Растения, получившие однозначное воздействие бактериоризными комплексами без добавления азотобактера, перешли в стадию колошения, в то время как у растений, получивших комбинированное бактериальное воздействие, наблюдался первый период выхода в трубку. Накопление зеленой массы у последних растений шло интенсивнее, чем у растений первых вариантов. Фиг. 1 и 2 наглядно иллюстрируют различие в развитии листовой поверхности и стеблей у вариантов, получивших бактериоризу люпина, как таковую и с добавлением к ней азотобактера (фиг. 2). Наметившиеся различия еще более наглядны в вариантах, получивших бактериоризу пшеницы в комбинации ее с азотобактером (фиг. 3).

Необходимо отметить, что, растения, получившие воздействие чистой культурой азотобактера, без добавления бактериального комп-

лекса, не дают такого мощного развития и мало отличаются по накоплению зеленой массы от всех остальных вариантов (фиг. 4). Фиг. 5 показывает, насколько более мощное развитие имеют растения, получившие комбинированное воздействие бактериоризы пшеницы + азотобактер в сравнении с контролем. Различие в развитии сказалось и на длине колоса.

Фиг. 2

Развитие пшеницы по бактериоризе люпина + + азотобактер в стадию выхода в трубку: № 2— контроль; № 65—двукратное воздействие; № 69— трехкратное воздействие.

Варианты, получившие воздействие одной бактериоризы, имеют резко укороченный колос с небольшим количеством зерновок, добавление же к бактериоризе азотобактера дало не только удлинение колоса, но и повысило его выполненность.

Примерно та же картина наблюдалась и по варианту, получившему бактериоризу люпина в комбинации с азотобактером и без нее (фиг. 6).

Таблица 1 вполне ясно представляет изменения, которые произошли в развитии растений. Растения, получившие только бактериоризный комплекс, быстрее перешли к репродуктивной стадии и остановили свой рост. Растения, получившие комбинированное воздействие, развивались несколькомедленнее, постепенно накопили большие количества зеленой массы и обогнали в росте первую группу растений. Очень рельефно добавление к бактериоризному комплексу азотобактера сказалось на величине колоса. Варианты, получившие комбинированное воздействие, значительно превосходят по величине колосьев контроль и варианты с однозначным воздействием бактериориз. Наметившиеся изменения имели свое выражение в виде значительных прибавок в урожае по вариантам, получившим добавочное введение азотобактера.

Фиг. 3

Развитие пшеницы по бактериоризе пшеницы + азотобактер в стадию выхода в трубку: № 2—контроль; № 77— двукратная подкормка; № 84 — трехкратная подкормка

Как уже указывалось ранее, почва, взятая для опытов, имела кислую реакцию pH = 5.5—5.8 и отличалась малой активностью в смысле биологических процессов. В связи с этим являлось необходимым проследить судьбу внесенного азотобактера, а также наличие его в сосудах, не получивших этого организма.

Фиг. 4

Развитие пшеницы по азотобактеру в стадию выхода в трубку: № 2—контроль; № 42—двукратная подкормка; № 48—трехкратная подкормка

Исследования на присутствие азотобактера проведены два раза после внесения второй и третьей бактериальной подкормки. Для обнаружения наличия азотобактера мы пользовались методом С. Н. Виноградского — кремнекислые пластинки, пропитанные бензойным натром. На поверхности геля распределялись корешки пшеницы на некотором расстоянии друг от друга. Бензойнокислый натр является очень удобным материалом для выявления азотобактера, так как он дает возможность не только констатировать наличие этого организма, но и иметь суждение об его активности в смысле ассимиляции азота. Посинение лакмусовой бумаги является довольно надежным показателем ассимиляционной работы азотобактера; кроме того, при культуре этого организма на бензойном натре наблюдается характерное потемнение геля. Оно происходит обычно ранее, чем образуются колонии азотобактера, и может служить надежным признаком его наличия. Таким образом, применяя методику Виноградского, мы имеем двойную проверку, не считая микроскопической.

Фиг. 5

Развитие пшеницы по бактериоризе пшеницы + азотобактер в стадию колошения: № 2—контроль, № 78—однократная подкормка; № 82—двукратная подкормка; № 88—трехкратная подкормка

В табл. 2 представлена активность азотобактера и его наличие по различным вариантам опыта на

корневой системе пшеницы после двукратного внесения бактерий.

Из этой таблицы совершенно ясно видно, что в почвах, получивших бактериальные комплексы микроорганизмов гороха и пшеницы, наличие азотобактера в той или иной мере обеспечено. Контроль и почва, получившая бактериоризу люпина, характеризуются полным отсутствием азотобактера на корнях растений.

При исследовании населенности корней азотфиксирующей микрофлорой необходимо учитывать, что выделение аммиака может итти не только за счет азотфиксации, но и за счет разложения корней грибным населением; поэтому для определения наличия азотобактера необходимо отмечать потемнение геля и делать микроскопическую проверку.

Вторичное исследование наличия азотобактера, проведенное после третьего воздействия дало следующие показатели (табл. 3).

Фиг. 6

Развитие пшеницы по бактериоризе люпина + азотобактер в стадию колошения: № 2—контроль; № 66—однократная подкормка; № 70 — двукратная подкормка; № 74—трехкратная подкормка

И в этом случае наблюдается наличие азотобактера почти по всем вариантам; исключение составляют сосуды, получившие бактериоризу люпина и комбинирование ее с азотобактером. Повидимому, бактериальный комплекс, селектируемый люпином, не благоприятствует развитию азотобактера, и нужно значительное насыщение им почвы для того, чтобы его обнаружить. Наши более ранние наблюдения над развитием люпина в стерильных условиях показали, что азотобактер не может существовать на корневой системе люпина, с одной стороны, с другой — люпин не может использовать азот, синтезированный азотобактером. На основании этого материала можно думать, что азотобактер находится в резком антагонизме с бактериоризным комплексом люпина.

Введение в почву такого фактора, как активизированная микрофлора, отобранная самим растением, не может не играть известной роли в изменении внешней среды, окружающей корневую систему растения. Эти изменения могут быть различного порядка: во-первых, наличие бактерий может в резкой степени изменить подвижность минерального комплекса почвы и повысить использование его корневой системой, что подтверждено многочисленными исследованиями Стоклаза; во-вторых, сами бактерии, селясь на корнях, могут производить раздражение эпидермиса и этим вызывать усиленное деление клеток и разрастание корневой системы, что приводит к улуч-

Таблица 1

Развитие пшеницы в различные стадии

Схема опыта		Количество подкормок	Длина стебля в см в выход в трубку	Длина стебля в см в колош.	Длина колоса в мм	Количество подгона
Контроль		—	49.0	76.20	43.0	19
Бактериориза гороха	1	1	50.0	64.6	42.0	21
	2	2	57.0	69.0	41.0	19
	3	3	72.0	73.7	39.0	18
Бактериориза люпина	1	1	69.5	80.1	43.0	19
	2	2	69.6	75.5	44.0	23
	3	3	68.1	73.1	44.0	18
Бактериориза пшеницы	1	1	61.0	68.0	41.0	19
	2	2	60.6	67.2	39.0	20
	3	3	76.4	80.1	49.0	24
Азотобактер	1	1	62.7	73.4	44.0	18
	2	2	60.5	73.1	44.0	18
	3	3	60.2	74.1	44.0	20
Бактериориза гороха + азотобактер	1	1	63.6	70.5	41.0	20
	2	2	58.0	68.1	46.0	18
	3	3	54.5	72.0	47.0	22
Бактериориза люпина + азотобактер	1	1	53.7	73.6	53.0	17
	2	2	58.0	78.5	50.0	19
	3	3	54.5	73.5	53.0	17
Бактериориза пшеницы + азотобактер	1	1	53.7	76.8	58.0	18
	2	2	50.8	81.0	61.0	14
	3	3	47.2	74.2	60.0	21

шению избирательной способности растения в отношении минерального питания. Вообще наличие активизированной микрофлоры в почве не может пройти бесследно для растительной культуры.

Наблюдения над ускорением созревания у растений, получивших бактериоризные комплексы, наводят на мысль о неодинаковом поступлении элементов питания у различных растений.

Проделанная аналитическая работа по выяснению накопления в листьях растения фосфора и азота в момент налива зерна подтверждает это положение. Результаты анализа сведены в табл. 4.

Из таблицы видно, что у растений, получивших однозначное бактериальное воздействие, резко нарушено поступление фосфатов в листья. Повидимому, это нарушение равномерности поступления фосфатов вызвало резкое сокращение вегетации и ускоренный переход к репродукции. Оно было обнаружено в ранний период развития (выход в трубку, начало колошения); при дальнейшем развитии и переходе растений в стадию налива зерна накопление фосфатов в листьях резко падает; замечается выравнивание по всем вариантам опыта.

Отмечено, что параллелизма в накоплении азота и фосфора не наблюдается.

При переходе в стадию налива зерна отмечается, что содержание азота в листьях имеет все еще высокие показатели, в то время как фосфаты уже резко пошли на снижение. Повидимому, нарушение хода поступления питательных веществ в растение привело к нарушению нормального развития растений, получивших однозначное воздействие; внесение комбинированных с азотобактером комплексов до некоторой степени снижало его. Наступление весны также сказалось на развитии растений: появились вторичные стебли, которые быстро закончили свой вегетационный период, и в начале июня был собран полный урожай растений.

Анализ результатов этого опыта сведен в табл. 5. Исследование показало, что наиболее эффективными по количеству и качеству урожая необходимо считать варианты, получившие комбинированные с азотобактером бактериоризные комплексы.

Исследования над воздействием бактериальных удобрений на небобовые культуры обычно проводятся с испытанием различных штаммов азотобактера. Большинство авторов имело дело лишь с чистыми культурами азотобактера или со смешанными культурами, например, в опытах Макринова были использованы комбинации азотобактера с разрушающими целлюлозу бактериями. Ввиду противоречивости получаемых результатов практическими работниками часто ставились под сомнение возможность и пригодность культуры азотобактера для удобрения.

В нашей постановке при комбинировании азотобактера с активизированной корнями растений микрофлорой получаются более рельефные урожаи, несмотря на очень бедную и неплодородную почву и при полном отсутствии минеральных удобрений.

Из результатов текущего года видно, что варианты, получившие активизированную микрофлору, отселектированную горохом, не дали положительного результата. Растения имели явно угнетенный вид. Их урожай как по общей массе, так и по зерну значительно уступает контролю. Добавление к ней азотобактера лишь незначительно улучшает положение, но все же по двум первым группам урожай зерна едва достигает величины контроля. Превышение контроля достигается только после трехкратного насыщения почвы активным комбинированным комплексом.

Более рельефные результаты получены при воздействии бактериориз люпина и пшеницы. Первая уже при двукратном воздействии дает превышение контроля, при трехкратном этот эффект несколько повышается. Бактериориза пшеницы не дает при воздействии без азотобактера столь рельефных результатов, но все же при трехкратном насыщении почвы дает урожай, на 16% превышающий контроль. Азотобактер ведет себя в наших опытах весьма своеобразно: наибольший эффект получен нами при однократном воздействии, двукратное и трехкратное насыщение почвы привело к снижению урожая и выравниванию его с контролем.

Резко отличную картину представляют собою варианты, получившие комбинированное воздействие бактериориз и азотобактера. Особенно большие прибавки в урожаях получены по вариантам бактериориза пшеницы + азотобактер и бактериориза люпина + азотобактер.

Необходимо также отметить интенсивность образования семян по различным вариантам; из результатов видно, что, начиная с бактерио-

Таблица 2

Наличие азотобактера на корнях пшеницы после второго внесения. Опыт поставлен 1/IV 1937 г. [1]

Схема опыта	Назв. групп	Посин. лакмуса 3/IV	Посин. лакмуса 4/IV	Посин. лакмуса 5/IV	Посин. лакмуса 7/IV	Развитие микроорганизмов: азотобактер	Развитие микроорганизмов: грибы	Примечание
Контроль	—	—	+	++	++	Азотобактер отсутствует	Сильно развиты грибы	Отсутствует характерное потемнение геля
Бактериориза гороха .	1	+	+	++	+++	Наличие азотобактера на корнях	Несколько грибных колоний	Сильное потемнение в районе развития колонии азотобактера
	2	—	++	+++	+++	Отд. клетки азотобактера	Сильно развиты грибы	Едва заметное потемнение геля
	3	—	+++	+++	+++	Крупные колонии азотобактера	Отсутствие грибов	Очень сильное потемнение геля вокруг колонии азотобактера.
Бактериориза пшеницы	1	—	+	+	+++	Большие колонии азотобактера	Отсутствие грибов	Среднее потемнение геля по всей чашке
	2	+	+	++	++	Отсутствует азотобактер	Сильно развиты грибы	Потемнения нет
	3	+	+	+++	++++	Отсутствует азотобактер	» » »	» »
Бактериориза люпина .	1	—	—	++	++	Отсутствует азотобактер	» » »	» »
	2	—	+	+	++	Отсутствует азотобактер	» » »	» »
	3	—	—	+	+	Отсутствует азотобактер	» » »	» »

Азотобактер	1	++	++	++	+++	Отсутствует азотобактер	Сильно развиты грибы	Потемнения нет
	2	+	++	++++	++++	Крупные колонии азотобактера	Отсутствие грибов	Сильное потемнение в местах развития
	3	—	+	+	+++	Отсутствует азотобактера	Наличие грибов	Потемнения нет
Бактериориза гороха + азотобактер	1	—	++	+++	+++	Большие колонии азотобактера	Отсутствие грибов	Очень сильное потемнение
	2	—	—	+	+	Отсутствует азотобактер	Слабое развитие грибов	Потемнения нет
	3	—	+	+	+++	Отсутствует азотобактер	Сильно развиты грибы	» »
Бактериориза люпина + азотобактер	1	++	++	++++	++++	Отсутствует азотобактер	» » »	» »
	2	+++	+++	++++	++++	Отсутствует азотобактер	» » »	» »
	3	+	++	++	++++	Развитие азотобактера	Грибов нет	Ясное потемнение геля
Бактериориза пшеницы + азотобактер	1	+	++	++++	+++++	Сильное развитие азотобактера	Грибов нет	Очень сильное потемнение геля
	2	+	++	++	+++	Слабое развитие азотобактера	Слабое развитие грибов	Слабое потемнение геля
	3	+	++	++	++++	Наличие азотобактера	Грибов нет	Потемнение в местах развития колоний

[1] 1 — однократное бактериальное воздействие
2 — двукратное » »
3 — трехкратное » »
— нет реакции на лакмус

\+ очень слабая реакция
++ слабая реакция
+++ реакция выражена ясно
++++ реакция выражена хорошо
+++++ очень сильная реакция

Схема опыта	Название групп	Наличие азотобактера после: Посин. лакмуса 20/IV	Посин. лакмуса 21/IV	Посин. лакмуса 22/IV	Посин. лакмуса 23/IV	Посин. лакмуса 25/IV	Посин. лакмуса 26/IV
Контроль	—	—	+	+	+++	+++	+++
Бактериориза гороха .	1	+	+	+++	+++	+++	+++
	2	+	+	+	+	+	++
	3	—	++	+++	+++	+++	++
Бактериориза пшеницы	1	—	—	—	+	+	+
	2	+	++	++	++	++	+++
	3	—	—	++	++	++	+++
Бактериориза люпина	1	—	—	—	—	++	++
	2	—	++	++	++	++	++
	3	—	++	+++	+++	+++	+++
Азотобактер	1	—	—	++	++	+++	+++
	2	—	—	++	++	++	++
	3	—	—	—	++	++	++
Бактериориза гороха + + азотобактер	1	—	—	+	+++	++++	++++
	2	++	++	++++	++++	++++	++++
	3	++	++	++++	++++	++++	++++
Бактериориза люпина + + азотобактер	1	—	—	++	++	++	+++
	2	+	++	++	+++	+++	+++
	3	+	++	++++	++++	++++	++++
Бактериориза пшеницы + азотобактер	1	—	—	++	+++	+++	+++
	2	+	+	++	++	++	++
	3	—	++	++	+++	+++	+++

1 — однократное бактериальное воздействие

2 — двукратное » »

3 — трехкратное » »

— отсутствие реакции на лакмус

Таблица 3

трехкратного заражения 19/IV 1937 г.

Наличие азотобактера и грибов		Примечание
азотобактер	грибы	
Слабое развитие азотобактера	Грибов нет	Слабое потемнение геля
Слабое развитие азотобактера	Слабое развитие грибов	» » »
Слабое развитие азотобактера	Грибов нет	» » »
Отсутствие азотобактера	Сильное развитие грибов	Потемнения нет
Слабое развитие азотобактера	Грибов нет	Незначительное потемнение геля
Азотобактер развит сильно	Наличие грибов	Потемнение выражено слабо
Азотобактер развит сильно	»	Потемнение выражено слабо
Азотобактер отсутствует	» »	Потемнения нет
» »	» »	» »
» »	» »	» »
Наличие азотобактера	Грибов нет	Слабое потемнение геля
» »	»	» » »
» »	»	» » »
Сильное развитие азотобактера	» »	Хорошее потемнение геля
Сильное развитие азотобактера	»	» »
Сильное развитие азотобактера	»	»
Азотобактера нет	Грибов мало	Потемнения нет
» »	» »	» »
Слабо развит азотобактер	» »	Слабое потемнение геля
Отсутствие азотобактера	Много грибов	Нет потемнения
Наличие азотобактера	» »	Слабое потемнение
» »	» »	» »

\+ очень слабая реакция

\+\+ слабая реакция

\+\+\+ ясно выраженная реакция

\+\+\+\+ хорошо выраженная реакция

Таблица 4

Накопление азота и фосфора в листьях пшеницы

Схема опыта	Название групп	Накопл. N, в процентах 22/III 1937	Накопл. N, в процентах 18/IV 1937	Накопл. P_2O_5, в процентах 22/III 1937	Накопл. P_2O_5, в процентах 18/IV 1937
Контроль	—	0.1	0.51	0.070	0.021
Бактериориза гороха	1	—	0.56	—	0.006
	2	0.30	0.20	0.06	0.003
	3	0.015	—	0.19	0.002
Бактериориза пшеницы	1	0.25	—	0.04	0.004
	2	0.035	0.44	0.16	0.010
	3	0.35	0.30	0.23	0.006
Бактериориза люпина	1	0.27	0.19	0.18	0.001
	2	0.47	0.29	0.004	0.003
	3	0.22	0.40	—	0.002
Азотобактер	1	0.29	0.46	0.004	0.003
	2	0.27	1.57	0.005	0.006
	3	0.16	0.56	0.007	0.004
Бактериориза гороха + азотобактер	1	0.25	—	0.008	0.001
	2	0.12	0.29	—	0.002
	3	0.37	0.24	0.008	0.001
Бактериориза люпина + азотобактер	1	0.57	1.20	0.008	0.004
	2	0.36	0.28	0.005	—
	3	0.36	0.74	0.005	0.004
Бактериориза пшеницы + азотобактер	1	0.32	0.26	0.005	0.001
	2	0.30	0.60	0.007	0.001
	3	0.31	0.99	0.006	0.002

1 — однократное воздействие
2 — двукратное «
3 — трехкратное «

ризы пшеницы, при трехкратном воздействии и по всем остальным вариантам отмечается повышенная репродукция семян в сравнении с контролем; повышение это выражается в очень значительных величинах, по различным вариантам оно колеблется от 11 до 125%. Что касается бактериоризы гороха, то она понижающим образом действовала и на репродукцию. Количество зерен по этому варианту значительно снижено в сравнении с контролем. Необходимо также отметить, что варианты первой группы, т. е. не получившие добавления азотобактера, хотя по количеству зерна и превосходили контроль, но это зерно не было полноценным и по весу иногда уступало контролю или же очень незначительно превышало его.

Результаты опыта показывают, что бактеризация семян и почвы приводит к увеличению продукции, но при малом плодородии почвы не может обеспечить соответственным количеством питательных веществ, гарантирующих полноценность урожая. Комбинированные с азотобактером бактериоризы во всех вариантах дали значительный

Таблица 5

Результаты урожая пшеницы Hordeiforme 189

Схема опыта	Название групп	Среднее количество зерен на 1 сосуд	Процент от контроля	Средний вес зерна в г на 1 сосуд	Процент от контроля	Вес соломы в г на 1 сосуд	Процент от контроля	Отношение зерно : солома	Вес 100 зерен в г
Контроль	—	187	100.0	8.51	100.0	14.66	100.0	0.51	4.00
Бактериориза гороха	1	152	81.10	6.60	77.50	13.55	92.40	0.46	4.15
	2	144	77.0	6.48	76.10	17.20	117.30	0.36	4.32
	3	137	73.2	5.05	59.39	12.71	86.70	0.36	3.72
Бактериориза пшеницы	1	162	86.6	6.07	71.40	12.20	83.20	0.47	3.68
	2	173	92.3	6.99	82.10	14.60	99.50	0.46	3.95
	3	243	129.9	9.89	116.2	18.12	123.60	0.54	4.27
Бактериориза люпина	1	199	106.4	7.99	93.80	15.62	106.00	0.44	3.85
	2	231	123.5	8.69	102.10	16.68	113.70	0.46	3.93
	3	208	111.2	9.11	107.10	20.14	137.30	0.42	4.33
Азотобактер	1	224	119.8	9.82	115.3	18.10	124.10	0.50	4.67
	2	225	125.6	8.42	98.9	17.61	120.10	0.47	3.70
	3	199	106.4	8.45	99.2	17.32	118.10	0.47	3.65
Бактериориза гороха + азотобактер	1	225	125.6	8.21	96.40	17.51	119.40	0.47	3.68
	2	211	112.8	8.07	94.80	15.59	107.77	0.51	4.03
	3	252	134.8	10.48	121.90	19.75	134.70	0.52	3.83
Бактериориза люпина + азотобактер	1	271	144.9	10.24	120.40	20.59	140.4	0.51	4.00
	2	293	156.6	12.57	147.7	20.42	1 0.3	0.61	4.33
	3	291	155.6	11.22	131.8	17.06	123.1	0.66	3.58
Бактериориза пшеницы + азотобактер	1	358	196.7	14.20	166.9	23.62	161.10	0.64	4.13
	2	333	177.5	13.31	168.1	20.02	136.5	0.66	4.18
	3	421	225.1	16.49	193.7	24.00	172.5	0.66	4.23

1 — однократное бактериальное воздействие
2 — двукратное » »
3 — трехкратное » »

прирост семян по сравнению с контролем, при полном обеспечении их качества. Прирост семян для двух последних вариантов колебался между 44—125%, а вес зерна в сравнении с контролем дал прибавку от 20 до 93%.

Очень характерно по различным вариантам отношение зерна к соломе. Во всех вариантах, кроме двух последних, оно равно или ниже, чем у контроля. У двух последних оно значительно повышается в сравнении с контролем. Очень хорошие показатели получены у варианта бактериориза пшеницы + азотобактер. Эти же варианты дают наиболее качественное зерно.

Таким образом полученные результаты можно суммировать следующим образом.

1. Бактериориза гороха на кислых, тяжелых почвах не дала положительного эффекта. Чем больше было насыщение почвы бактериями, тем резче проявлялось отрицательное действие этого комплекса на растения, выразившееся в значительном снижении урожаев.

2. Насыщение почвы бактериоризными микроорганизмами люпина и пшеницы дало положительный эффект при двух- и трехкратном насыщении: однократное воздействие не дало положительных показателей по весу зерна.

3. Азотобактер, как таковой, внесенный в кислую почву, дал положительный эффект только при однократном насыщении, двух- и трехкратное введение в почву этого организма не дало положительных результатов.

4. Комбинированное воздействие азотобактера и бактериоризы гороха дало эффект очень незначительный, выравняв урожай с контролем. При повышении насыщенности почвы этим комплексом эффективность воздействия повышается.

5. Комбинированное воздействие бактериориз пшеницы и люпина с азотобактером дало значительный положительный эффект, выразившийся не только в увеличении количества зерен, но и в повышении качества урожая. С повышением насыщенности почвы бактериями эффект от воздействия повышается.

6. Произведенное воздействие одними бактериоризными комплексами гороха, люпина и пшеницы приводит к нарушению хода поступления элементов минерального питания (в частности фосфатов) и ускоренному окончанию вегетации.

Из всего изложенного ясно, что малоплодородная почва, благодаря систематическому насыщению ее активизированным растением комплексом бактерий, может в резкой степени изменить свои качества: в случае насыщения бактериальным комплексом гороха — в отрицательную сторону для последующей культуры пшеницы, в случае бактериориз пшеницы и люпина — в положительную для этой культуры сторону. Очень интересна и не так ясна, как это принято думать, роль азотобактера. Один азотобактер, примененный как азотное удобрение, не смог обеспечить положительного эффекта. Он не мог повысить качества почвы в смысле обогащения ее питательных ресурсов. Однако, введенный в состав активизированной микрофлоры в значительно меньшем количестве, как составной элемент этого комплекса, он мог в резкой степени проявить свое стимулирующее влияние и обеспечить значительное повышение урожаев.

Остается нерешеным вопрос: чем обусловливается это влияние азотобактера и можно ли приписать это воздействие только накоплению в среде азота, вследствие его азотфиксирующей деятельности?

В литературе нередко отмечалось, что азотобактер в смешанных культурах зачастую повышает азотфиксацию; возможно, что, находясь в соседстве активизированных бактерий, он попадает в среду,

Облиственность свеклы —

Схема опыта / Количество листьев	Контроль	Бактериориза свеклы			Бактериориза гороха			Бактериориза люпина		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
	14	13	12	13	13	14	14	13	12	12

обедненную азотом, и увеличивает свою фиксирующую способность. Но возможно и другое решение вопроса, а именно, что азотобактер, как и многочисленные другие бактерии, может накапливать в среде вещества типа гетероауксина и действовать на растения, являясь стимулятором в развитии корневой системы растений.

Нам представляется, что воздействие азотобактера на первых стадиях развития растения имеет более глубокое и еще не расшифрованное значение.

Опыты со свеклой

Опыт со свеклой также заложен в шестивершковых вазонах. Почва взята черноземная, очень культурная, с богатой микрофлорой, которой обычно пользовались для накопления бактериоризных микроорганизмов в среде.

Свекла была посажена в вазонах, а не в больших сосудах, потому что опыт не предполагалось доводить до технического созревания свеклы. Вазоны набивались почвой, смешанной с песком в отношении 1 : 2. Добавочного минерального питания растениям не давалось на том основании, что богатая минеральным комплексом почва обладала также и активным микробным комплексом.

Как уже было указано, исследования проводились по той же схеме, что и опыты с пшеницей, с заменой бактериоризы пшеницы бактериоризой свеклы.

Так же были в каждом варианте вычленены группы с различным количеством воздействий бактериями. Повторность осталась и в этом опыте четырехкратной.

Посев был произведен 17/II 1937 г. семенами, обработанными в течение 24 часов различными бактериальными комплексами. 25/II 1937 г. был произведен отбор лучших ростков свеклы и оставлено в каждом сосуде по одному растению. 21/III 1937 г., после того как у большинства растений появилось 2 нормальных листа, в каждый сосуд под корень внесли по 10 см³ бактериальной суспензии, а 7/IV 1937 г. это воздействие было повторено по соответствующим, намеченным схемой опыта, сосудам. Период третьего воздействия совпадал с началом утолщения главного корня.

Всходы свеклы шли неравномерно; первыми взошли растения в контрольных сосудах. Опытные растения заметно отставали в росте. Первые полтора месяца отставание по всем опытным вариантам было ясно выражено. Растения в контрольных сосудах имели более ярко окрашенную листву и по количеству листьев превосходили опытные.

Таблица 6

двухмесячная культура (3/V 1937 г.)

Схема опыта / Колич. листьев	Контроль	Азотобактер			Бактериориза свеклы + азотобактер			Бактериориза гороха + азотобактер			Бактериориза люпина + азотобактер		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
	14	13	13	13	12	13	13	13	13	14	14	14	15

1 — однократное бактериальное воздействие
2 — двукратное » »
3 — трехкратное » »

В начале мая наметившееся отставание в развитии свеклы начало быстро сглаживаться. Опытные растения стали выравниваться с контрольными, что в первую очередь сказалось на образовании листьев у свеклы. Уже к 3/V мы имеем значительное выравнивание по количеству листьев у всех вариантов (табл. 6).

Этот момент в развитии свеклы являлся как бы переломным, в дальнейшем идет ее быстрое развитие по опытным вариантам и замедление развития по контролю.

Накопление листовой поверхности в дальнейшем идет быстрее у опытных растений, а вместе с ней идет заметное нарастание и массы главного корня.

Промеры толщины верхней части главного корня, произведенные 17/V 1937 г., подтверждают это положение (табл. 7).

Толщина главного корня

Схема опыта / Толщина корня (в см)	Контроль	Бактериориза свеклы			Бактериориза гороха			Бактериориза люпина		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
	2.4	2.7	2.5	2.6	2.9	2.7	3.0	2.4	2.6	2.7

В дальнейшем развитие свеклы характеризовалось устойчивым повышением облиственности и накоплением массы корня по всем опытным растениям. Фиг. 7 демонстрирует наметившиеся изменения. Мощность развития листовой поверхности у опытных растений к 17/V 1937 г., время заснятия свеклы, была значительно выше, чем у контрольных. Наиболее яркое выражение этого явления имели варианты, получившие бактериоризу гороха, люпина и комбинированную бактериоризу свеклы с азотобактером.

Необходимо отметить, что количество воздействий не сказалось на мощности облиственности свеклы в этот период. Нужно указать, что свекла имеет большие индивидуальные отклонения в листообразовании, форме листьев и розетки.

Фиг. 7

Общий вид сахарной свеклы по различным бактериальным удобрениям: № 2— контроль; № 8 — бактериориза свеклы; № 21 — бактериориза гороха; № 33— бактериориза люпина; № 45—азотобактер; № 61—бактериориза гороха + + азотобактер; № 86—бактериориза люпина + азотобактер

В июне свекла уже не могла больше расти в вазонах. Объем сосудов в значительной мере тормозил дальнейшее развитие. Листья начинали желтеть и сохнуть. В связи с этим было решено прекратить опыт на этой стадии развития, не ожидая ее практической зрелости. Уборка растений проведена 13/VI 1937 г.

Наметившиеся различия еще отчетливее выражены на фотографиях извлеченного из почвы растения (фиг. 8). Развитие контроля в резкой степени отстало от опытных растений как в смысле накопления листовой поверхности, так и массы корнеплода; кроме того, наблюдается совершенно своеобразное разрастание корневой системы у опытных растений. Поражает мощное развитие не только главного корня, но и мелких корней. Их количество в резкой мере повышено по всем вариантам в сравнении с контролем. Это явление более ясно отображено в снимках отдельных вариантов.

Таблица 7

— трехмесячная культура (17/V 1937 г.)

Схема опыта / Толщина корня (всм)	Контроль	Азотобактер			Бактериориза свеклы + азотобактер			Бактериориза гороха + азотобактер			Бактериориза люпина + азотобактер		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
	2.4	2.7	2.6	2.8	3.1	3.1	3.1	2.8	2.7	2.7	2.5	2.7	2.7

1 — однократное бактериальное воздействие
2 — двукратное » »
3 — трехкратное » »

Фиг. 9 представляет собой вариант, получивший воздействие бактериоризой свеклы. Наибольшее количество мелких корней наблюдается при двукратном и трехкратном воздействии. Одновременно с развитием мелких добавочных корней мы имеем также мощное развитие главного корня и облиственности растений. Воздействие бактериоризы гороха приводит к значительному увеличению главного кор-

Фиг. 8

Различия в развитии сахарной свеклы к моменту уборки: № 2—контроль; № 8—бактериориза свеклы; № 21—бактериориза гороха; № 33—бактериориза люпина; № 45 — азотобактер; № 61 — бактериориза свеклы + азотобактер; № 70—бактериориза гороха + азотобактер; № 86—бактериориза люпина + азотобактер

ня; однако наличие мелких корней несколько меньше, чем в предыдущем варианте. Наметилось некоторое угнетение развития корневой системы при трехкратном воздействии. На фиг. 10 очень четко представлено, насколько мощно развиты растения, получившие бактериальную подкормку, в сравнении с контролем.

Фиг. 9

Различия в развитии свеклы к моменту уборки по бактериозе свеклы: № 2—контроль; № 6—однократная подкормка; № 10—двукратная подкормка; № 14—трехкратная подкормка

При воздействии бактериозы люпина намечается обратное явление. Наибольшее развитие мелких корней наблюдалось у растений, получивших однократное воздействие; при двукратном оно несколько

Фиг. 10

Различия в развитии сахарной свеклы к моменту уборки по бактериозе гороха: № 2—контроль; № 17—однократная подкормка; № 21—двукратная прокормка; № 27—трехкратная подкормка

снизилось, и еще меньше их наблюдалось при трехкратном воздействии (фиг. 11). В последнем случае развитие мелких и тонких корней шло в сторону их утолщения, и наблюдалось их приближение к нормально развитой корневой системе.

Фиг. 11

Различия в развитии сахарной свеклы к моменту уборки по бактеризе люпина: № 2—контроль; № 29—однократная подкормка; № 33—двукратная подкормка; № 39—трехкратная подкормка

Азотобактер обеспечил максимальное развитие свеклы только при трехкратном воздействии. Растения, получившие однократное воздействие, показали наибольшее развитие мелких корней, которые при последующих подкормках стремились к утолщению и образованию нормально развитых добавочных корней (фиг. 12). Комбинирование

Фиг. 12

Различия в развитии сахарной свеклы к моменту уборки по азотобактеру: № 2—контроль; № 41—однократная подкормка; № 46—двукратная подкормка; № 49—трехкратная подкормка

бактериориз с азотобактером, давая соответствующий эффект, привело к еще большему развитию добавочных мелких корней. Воздействие бактериоризы свеклы в комбинации с азотобактером показало, что разрастание мелких добавочных корней по двукратному воздей-

Фиг. 13

Различия в развитии сахарной свеклы к моменту уборки по бактериоризе свеклы + азотобактер: № 2 — контроль; № 54 — однократная подкормка, № 57 — двукратная подкормка; № 61 — трехкратная подкормка

ствию превышает соответствующий вариант при воздействии одной бактериоризой (фиг. 13).

Фиг. 14

Различия в развитии сахарной свеклы к моменту уборки по бактериоризе гороха + азотобактер: № 2 — контроль; № 66 — однократная подкормка; № 70 — двукратная подкормка; № 73 — трехкратная подкормка

Разрастание корневой системы особенно резко выражено у вариантов с комбинацией бактериоризы гороха и азотобактера, а также бактериоризы люпина и азотобактера (фиг. 14 и 15). В случае воздействия бактериоризы горбха + азотобактер наличие мелких корней достигает громадных размеров, особенно при двух- и трехкратном воздействии.

Опыты со свеклой показали, в какой резкой мере бактерии могут изменять развитие корневой системы. Во всех вариантах мы наблюдаем значительное увеличение массы тонких, сильно разветвленных корней. Явление разрастания корней при воздействии бактерий находится в полном соответствии как с нашими предыдущими работами, так и с указаниями, сделанными различными авторами. На роль микроорганизмов в развитии корней указывал Бургефф (правда, им изучалась не бактериальная, а грибная флора), Мелин и ряд других. Каж-

Фиг. 15

Различия в развитии сахарной свеклы к моменту уборки по бактериоризе люпина: № 2—контроль; № 77—однократная подкормка; № 81 — двукратная подкормка; № 85—трехкратная подкормка

дым из них это воздействие представлялось в виде гормонального воздействия. Такое объяснение вполне реально, особенно если принять во внимание работы Бойсен-Иенсена и др., показавшие, что различные микроорганизмы накапливают в среде вещества, регулирующие рост растения.

Повидимому, некоторые бактерии, в том числе и азотобактер, могут с успехом выполнять функцию не только азотфиксаторов, но и накопителей в продуктах обмена веществ соединений типа гетероауксина. Эти же вещества могут накапливаться и при развитии активизированной микрофлоры в бактериоризах; проведенные опыты со свеклой и опубликованные нами опыты с сенсавьерой могут служить доказательством этого положения.

Если в опытах с пшеницей, поставленных на почве, заведомо бедной азотом, азотобактер мог расцениваться как собиратель азота и положительное воздействие его объяснялось накоплением в окружающей среде азота, годного для питания растения, то в условиях опыта со свеклой этот момент не может быть принят во внимание, так как

Таблица 8

Урожай свеклы, в граммах (сбор 13/VI 1937 г.)

Схема опыта	Название групп	Общий вес, в г	Процент от контроля	Вес корней, в г	Процент от контроля	Вес листьев, в г	Процент от контроля	Сухой вес корней, в г	Процент от контроля	±
Контроль	—	760.0	100.0	342.0	100.0	418.0	100.0	61.8	100.0	—
Бактериориза свеклы	1	940.0	127.70	383.0	112.0	557.0	133.2	71.8	116.1	+ 16.1
	2	1 115.0	146.70	413.0	120.7	702.0	167.8	70.3	113.7	+ 13.7
	3	1 095.0	132.20	423.0	123.6	582.0	139.1	83.0	134.3	+ 34.3
Бактериориза гороха	1	1 030.0	135.5	437.0	128.0	593.0	141.8	—	—	—
	2	1 015.0	133.3	452.0	132.0	528.0	126.3	84.6	136.5	+ 36.5
	3	1 085.0	142.7	500.0	146.2	585.0	139.9	84.0	135.9	+ 35.9
Бактериориза люпина	1	1 068.0	140.5	422.0	123.0	606.0	147.3	79.4	128.6	+ 28.6
	2	940.0	123.6	430.0	125.7	502.0	120.0	111.7	180.7	+ 80.7
	3	965.0	126.9	440.0	128.6	520.0	124.4	76.2	123.3	+ 23.3
Азотобактер	1	1 022.0	134.4	460.0	134.5	562.0	134.4	86.5	140.0	+ 40.0
	2	1 065.0	140.1	468.0	136.9	597.0	142.8	98.8	160.0	+ 60.0
	3	1 120.0	147.3	495.0	144.6	625.0	149.5	125.6	203.0	+103.0
Бактериориза свеклы + азотобактер	1	1 095.0	144.0	535.0	156.4	500.0	119.6	92.0	148.4	+ 48.2
	2	1 015.0	133.5	500.0	146.2	555.0	132.7	148.0	240.2	+140.2
	3	1 115.0	146.7	500.0	146.2	615.0	147.1	113.0	182.8	+ 82.8
Бактериориза гороха + азотобактер	1	890.0	117.1	400.0	116.9	480.0	114.8	62.0	100.3	+ 0.3
	2	995.0	130.9	475.0	139.2	520.0	124.4	114.6	183.8	+ 83.8
	3	840.0	110.0	395.0	115.4	545.0	130.3	76.6	123.9	+ 23.9
Бактериориза люпина + азотобактер	1	880.0	115.7	403.0	117.8	477.0	114.4	61.8	100.0	—
	2	780.0	102.5	390.0	114.0	430.0	102.8	—	—	—
	3	853.0	109.8	465.0	136.0	470.0	112.4	88.9	143.0	+ 43.8

1 — однократное бактериальное воздействие
2 — двукратное » »
3 — трехкратное » »

почва, взятая для опытов, богата азотом. Повидимому, роль азотобактера, как фиксатора азота, в этом случае не имела первенствующего значения. Это положение вполне подтверждается результатами полученного урожая.

Из полученных результатов (табл. 8) видно, что накопление общей сырой массы свеклы значительно возрастает с применением бактериальных подкормок. Комбинирование бактериозы люпина и азотобактера приводит не к повышению эффективности воздействия, как это имело место в опытах с пшеницей, а к понижению его в сравнении с другими вариантами, но урожай остается все же выше, чем контроль.

Воздействие различных бактериоризных комплексов неодинаково сказывается на образовании листьев и корня, например, бактериориза свеклы приводит к усиленному листообразованию: оно превосходит контроль на 33—69%, в то время как накопление корневой массы превосходит контроль на 12—23%, считая сырую массу корня. Бактерио-

риза же гороха обеспечивает нормальное развитие как надземной, так и подземной части.

Расчет на сухую массу корней более четко показывает индивидуальные отклонения опытных вариантов в сравнении с контролем. Наивысшие прибавки получены по вариантам, получившим азотобактер и комбинацию азотобактера с бактериоризой свеклы. Комбинирование азотобактера с бактериоризой люпина и гороха не дает такого эффекта, который отмечен по пшенице. Воздействие одних бактериориз и одного азотобактера в случае гороха и люпина эффективнее, чем их комбинации.

Свекла при культуре на богатых с хорошей структурой почвах лучший эффект дает при двукратном воздействии. Для ряда вариантов трехкратное воздействие вызывает некоторую депрессию. Положительное воздействие трехкратной подкормки было отмечено по бактериоризе свеклы и азотобактеру, в остальных случаях оно вызывает снижение урожая. Этот факт можно объяснить неравномерным разрастанием корневой системы за счет мелких добавочных корней, что было четко зафиксировано вышеприведенными фотографиями.

Полученные результаты позволяют нам обобщить некоторые положения.

1. Свекла является культурой, чрезвычайно отзывчивой на бактериальное воздействие.

2. Почвы, богатые по своим минеральным ресурсам, с прекрасно выраженной биологической жизнью, способны реагировать положительно на введение активизированного бактериального комплекса, необходимого для развития определенной культуры. Повторное насыщение ее приводит к положительным результатам.

3. Введение в почву активного бактериального комплекса, как и бактеризация семян свеклы, приводит к определенному поднятию урожайности, стимулирует развитие листовой поверхности и в сильной степени вызывает усиление корнеобразования в смысле увеличения количества мелких корней.

4. Отмеченное развитие корневой системы может быть связано с накоплением в среде бактериального комплекса соединений типа гетероауксина.

5. Свекла, являясь культурой чрезвычайно требовательной к качеству почвы — ее физическим и биологическим свойствам,— в сильной степени реагирует на повышение биологической деятельности почвы в виде насыщения ее активизированной микрофлорой, отвечая повышением урожая.

6. Азотобактер, несмотря на наличие больших количеств органического азота в почве, дал несомненный эффект и проявил свое воздействие усилением корнеобразования. На основании этого вполне естественно сделать предположение, что первичное воздействие азотобактера сводится к накоплению в среде веществ гормонального типа, а не к азотфиксации.

7. Наилучший эффект получен при воздействии комбинации бактериоризы свеклы + азотобактер.

8. Ослабление действия комбинации бактериоризы люпина + азотобактер может быть объяснено антагонизмом между азотобактером и этим комплексом, что отмечалось нами при исследовании развития азотобактера на корневой системе пшениц.

Обсуждение полученных результатов

В литературе, посвященной почвенной микробиологии и выяснению вопросов, связанных с растительной культурой, вопросы роли микроорганизмов в развитии растений освещаются довольно часто.

Наиболее полно изученным можно считать вопрос о воздействии клубеньковых бактерий на бобовые культуры; некоторое обоснование получил вопрос внедрения бактериального удобрения под небобовые культуры — азотогена. Роль этих двух типов бактериального удобрения обычно сводится к наличию у бактериальных представителей способности фиксировать азот.

Исследованиями Стоклаза над превращением фосфатов под влиянием микробиологического фактора доказано, что бактериальная клетка играет существенную роль в процессе ассимиляции растением питательных веществ.

Однако эти работы не дают полного объяснения тому, как складываются взаимоотношения между растением и микроорганизмами. Изучение бактериориз и ризосферы проводилось обычно с односторонней устремленностью выделения чистых культур на обычных общепринятых средах. Так были построены работы Старкея, Образцовой, Красильникова. Произвольно расчленяя бактериальный комплекс, исследователь всегда рискует исключить из наблюдения самую существенную его часть. Немудрено, что, применяя одни и те же стандартные среды, ряд авторов не мог получить существенного различия в населении бактериориз различных растений и определить их индивидуальность.

В разрешении этой задачи мы шли другим путем. Было решено воздействовать на растения нерасчлененным бактериальным комплексом. Получить его в больших количествах не так затруднительно. При таком подходе индивидуальность отселектированного растением бактериального комплекса выступает вполне определенно. Примером могут служить две культуры: пшеница и сахарная свекла. Требования этих культур к качеству почвы и потребности в питании очень различны, поэтому мы считали, что на них вполне возможно было испробовать индивидуальность различных бактериориз. Результаты исследования показали вполне определенные закономерности для обеих культур. Если взять бактериоризу гороха, то для культуры пшеницы она является мало пригодным компонентом. Она не только не повысила урожайности, но, наоборот, в резкой степени угнетала развитие последней, в то время как для свеклы она показала лишь благоприятное воздействие.

Резкий контраст представляет поведение этих культур в отношении комбинации активизированной микрофлоры бактериориз с азотобактером. Для пшеницы такая комбинация приводит к резкому повышению эффективности воздействия. Для свеклы комбинированное воздействие или совсем не повышает урожая, или повышает его при повторных подкормках. И эффект от этого воздействия ни в коем случае не превышает воздействия от одних бактериориз.

Таким образом подмесь к активизированному бактериальному комплексу азотобактера не дала соответствующего эффекта на свекле, подобно пшенице.

Одновременно с этим отмечен факт, что наилучший эффект и устойчивые результаты дают бактериоризы самих растений, и комбинации их с азотобактером дали в обоих случаях очень значительное повышение урожаев. Этот факт логически вполне понятен с точки зрения селектирования растением микроорганизмов. Обогащенность почвы теми микроорганизмами, которые отбирает само растение,

должна дать положительный эффект для этой культуры. Вопросы подкормок бактериями, насыщения почвы необходимой микрофлорой требуют своего детального изучения. Качество почвы, ее биологические свойства в каждом отдельном случае будут иметь свое значение. Так, для пшеницы в случае культуры ее на бедной неудобренной почве трехкратное насыщение дало положительный эффект. На хорошей плодородной почве при культуре свеклы трехкратное воздействие дало менее значительный эффект, чем двукратное.

Таким образом вопросы подготовки почвы, обеспечения ее соответствующим микробным активным комплексом для данной культуры представляют не только глубокий теоретический интерес, но и практическую значимость. Отсюда вопросы севооборота, занятых паров и травополья могут получить несколько иное теоретическое обоснование, чем обычно принято.

Наблюдения над разрастанием корневой системы показали, что растения при воздействии бактериальным фактором, обладая более мощной корневой системой, получают возможность лучшего использования питательного минерального комплекса.

Явление разрастания корневой системы может быть связано с образованием бактериальным комплексом веществ типа гетероауксина. Развитие растением мощной корневой системы вызывается, при наличии активизированного бактериального комплекса, постоянным воздействием этих веществ на корневую систему.

Институт физиологии растений
им. Тимирязева.
Академия Наук СССР.

Поступило
19. XI. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Бойсен-Иенсен П. (Boysen-Jensen P.), Über die Bildung eines Wachstumsregulatoren bei Bacterien. Bioch. Zts. 236, 205—210, 1931.
[2] Бургефф Г. (Burgeff Hans), Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. Zeit. f. Bot. Bd. 60, H. 9, 438, 1936.
[3] Гейнце И. (Heinze J.), Mikrobiologische Untersuchungen. Landw. Jahrb. LXIV, 1926.
[4] Гильтнер Л. (Hiltner L.), Über die Impfung der Futter und Zuckerrüben. Mitt. d. D. L. G. I. 15, 1921.
[5] Гильтнер Г. и Кронбергер М. (Hiltner L. und Kronberger M.), Über die Sonderstellung, verschiedener Kruzieferen und einiger anderer Pflanzenarten in der Art ihrer Ernährung mit Stickstoff. Prakt. Blätt. f. Pianzenbau und Pflanzenschutz. 1907, H. 10/11.
[6] Демиденко Т. Т. и Тимофеев Е. Ф., Влияние клубеньковых бактерий и азотобактера на урожай злаковых и бобовых растений при смешанном посеве. Д. АН. т. XIV, № 4, 1937.
[7] Демиденко Т. Т., Азотобактер, как источник питания для высших растений. Д. АН. XIV, 4. 1937.
[8] Исакова А. А., Влияние бактериозных микроорганизмов на корнеобразование у различных растений Д. АН. № 3, 1937, Vol. XVII.
[9] Красильников Н. А., Рыбалкина А. В., Габриэлян М. С., Кондратьева Т. М., К микробиологической характеристике почв Заволжья. Тр. Ком. по ирриг., вып. 3, 1933—34.
[10] Красильников Н. А., Крисс А. Е., Литвинов М. А., Микробиологическая характеристика ризосферы культурных растений. Микробиология, т. V, вып. I, 1936, 87—97.
[11] Ленвинг В. Ф. (Loenwing W. F.), Root Interactions of Plants.— The Bot. Review N 3, N 4, 1937.
[12] Липман И. Г. (Liopman J. G.) Broad Relationships Between Microorganisms and Soil Fertility. Trans. 3-rd Inter. Congr. Soil. Sc. 3. 29—44. 1936.
[13] Немец Б. (Bohumil Nemec), Bacterielle Wuchsstoff. Ber. d. D. Bot. G. Bd. XLIII, H. 3, 1930, 72.
[14] Образцова А. А. при участии Вольфсон, Видмановой и Ревякиной, Ризосферные микроорганизмы в батумских красноземах.— Изв. АН СССР, Серия биолог. № 1, 1936.

[15] Роберт Старкей (Robert Starkey), Some Influences of Development of Higher Plants Upon the Microorganisms in the Soil. I. Historical and Introductory. Soil. Sc. v. XXVII N 4, 1929.
[16] Роберт Старкей, Some Influences of the Development of Higher Plants upon the Microorganisms in the soil, II. Influence of the Stage of Plant Growth upon Abundance of Organismus. Soil Sci. Vol. XXVII, N 5, 1929.
[17] Роберт Старкей, Some Influence of the Development of Higher Plants Upon the Microorganisms in the Soil. III. Influence of the Stage of Plants Growth upon Some Activities of the Organisms.– Soil Sci. v. XXVII, № 6; 1929.
[18] Роберт Старкей, Some Influences of the Development of Higher Plants Upon the Microorganisms in the Soil. IV. Influence of Proximity to Roots and Activity of Microorganisms.— Soil Sc. v. XXXII, № 3. 1933. p. 317.
[19] Стоклаза Ю. (Stoklasa J.), Biochemischer Kreislauf des Phosphat Ions. Boden Zent. f. Bak. Ab. II, Bd. 29. 1911.
[20] Стоклаза. Über die Resorption der Ionen durch Wurzelsystem der Pflanzen aus dem Boden.— B. d. Deut Bot. Ges. N 42, 183.
[21] Стоклаза, Handbuch der biophys. und biochemisch. Durch. forschung des Bodens.— Berlin, 1926.
[22] Шелоумова А. М. и Менкина Р. А., Высшее растение, как источник питания для азотобактера.— Тр. Всесоюз. ин-та с.-х. микр. т. VIII, вып. 2, стр. 69. 1936.
[23] Шелоумова А., Евгеньева П., Зиновьева Х., Менкина Р. А., Черняк. Применение азотобактера, как бактериальное удобрение под небобовое растение.— Тр. Всес. ин-та с.-х. микроб. т. VI, вып. 1, 1935.

A. A. ISAKOVA. IMPORTANCE OF BACTERIAL COMPLEX FERTILIZERS AND OF FEEDING THE PLANTS WITH THE LATTER FOR THE DEVELOPMENT OF WHEAT AND OF SUGAR-BEETS

SUMMARY

1. The bacterial complex selected by the root systems of plants possesses great activity, and it is capable to increase the yield of plants when introduced into the soil, or when the seed material is treated therewith.

2. The different plants do not select the same microflora, and therefore, when different seed material is treated with the latter, quite an unequal effect becomes apparent; for instance, the bacterioriza of peas acts well no the increase of the yields of beets, but it sharply suppresses the development of wheat.

3. Combining of the bacterioriza microorganisms with azotobacter increases the efficiency of bacterial fertilizers in a sharp degree to the wheat and in a lesser degree to beets.

4. Azotobacter used as fertilizer in a pure culture displays a lesser effect on wheat, as compared with beets.

5. Bacterial food given to plants has a great importance: for wheat when cultivated on poor, unmanured soil, the best effect is produced by three-fold giving of the food; for beets, when cultivated on rich generous soils, a two-fold feeding of the plants sufficient.

6. The introduction of the bacterioriza complex leads to a profuse growth of the root system, as such, and to a better utilization of the mineral supplies of the soil by the plants.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. А. ИСАКОВА

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДА РОССИ-ХОЛОДНОГО К ИЗУЧЕНИЮ БАКТЕРИОРИЗ У РАЗЛИЧНЫХ РАСТЕНИЙ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Методика исследования бактериориз не разработана, требуются тщательные изыскания в этой области. Применение метода Росси-Холодного дало положительные результаты. Изменение метода Росси-Холодного Крючковой позволило выявить специфику бактериального населения бактериориз различных растений.

Метод Росси-Холодного признан в микробиологической практике, так как дает полную возможность наблюдать изменения, происходящие в почве под влиянием различных воздействий. Однако применение его для проведения специальных исследований требует внесения некоторых изменений и улучшений. К. Деметер и Г. Моссель наметили пути, по которым должно итти его улучшение: 1) необходимо работать с внесенными в почву чистыми культурами, чтобы установить характер отпечатков; 2) одновременно производить много отпечатков с отдельным окрашиванием каждого и 3) выделять микроманипулятором культуры для дальнейшей работы.

Невозможность идентификации микроорганизмов сильно мешала продвижению этого метода в практику микробиологической работы. Я. Земецка стремилась улучшить его, нанося на стекла соответствующий энергетический материал; этим путем ей удалось получить представление о возбудителях различных биохимических процессов в почве.

Крючкова приспособила метод Росси-Холодного для выделения бактериальных культур путем заливки нефиксированного отпечатка соответствующей средой. И. Иенсен разделял бактерий на отпечатках по их отношению к окраске по Граму на грам-положительных и грам-отрицательных. Хульпой применил метод отпечатков для изучения бактериальных соотношений в ризосфере.

Мы решили для изучения населенности бактериориз применить метод Росси-Холодного в его неизмененном виде, а также в разработке Крючковой. Для этой цели часть отпечатков фиксировалась и окрашивалась эритрозином, вторая часть использовалась для проращивания.

Полученная нами картина позволяет судить об индивидуальных особенностях различных бактериориз. Нами исследовались бактериоризы гороха, овса, пшеницы, горчицы и люпина.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗВИТИЯ РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП

	Горох			Овес		
	Вид проросших колоний	Кол. в см.	Общее число кол.	Вид проросших колоний	Кол. в см.	Общее число кол.
Сахароза	мутн. расплывающ. колонии, расположен. по корневым ходам	3	86	плотн. кругл. с ясно очерч. краями молоч. цвета колон. средн. разм.	119	126
	плотн. белые ирризирующ. с ясно очерч. краями	83		ирризирующ. кругл. плот. колонии, средн. размера	7	
Глюкоза	мутн. крупн. с распл. краями, распол. по ходу корня	65	200	крупн. плотн. белые колон. кругл. с четко очерч. краями на поверхн. агара	10	363
	плотные, бел. с ясно очерч. краями	135		мелк. плотн. белые, мутн. не ясно очерч. края	345 8	
Пептон	оч. мелкие колонии белые, края гладк. и ясно очерч.	46	53	мелк. белые плотн. колон. края ясно очерчены	26	30
	более крупн. с желт. оттенком	7		мутн. расплывающ. крупн. колонии	4	
Аспарагин	по корн. ход. крупн. мутн. кол. не ясно очерч.	13	44	мелк. плотн. белые с глад. краями ирризир. мелкие	116 16	136
	мелк. кругл. плотн. белые ясно очерч.	31		кругл. не ясно очерч. крупные	4	
Аспарагин кислый	расплыв. мут. сероват. не ясно очерч.	41	64	белые плотн. ирризирущ. гладк. мутн. сероват. плотн. распл.	12 1	14
	ирризир. ясно очерч. небол. колонии	23		желтая колон. круглая	1	
Яблочнокислый натр	по ходам коры мутн. не ясно очерч. кол.	5	8	ирризирующ.	49	49
	белые, мелкие кругл. с гладкими краями	3		—	—	
Янтарно-кислый натр	крупн. плотн. мутн. цвета с желт. оттенк.	9	13	ирризир. с плотно-ясно очерч. краями	31	34
	мутные расплывающиеся	4		колон. крупн. плотн. с желт. оттенком	3	
Лимоннокислый натр	крупн. мутн. с нечетко очерч. краями	4	65	оч. мелкие плотн. кругл. слабо ирриз.	28	35
	ирризирующ. колон. белые плотн. с неясно очерч. краями	61		крупные с неясно очерч. краями	7	

БАКТЕРИЙ ИЗ БАКТЕРИОРИЗ НА РАЗЛИЧНЫХ СРЕДАХ

Пшеница			Горчица			Люпин		
Вид проросших колоний	Кол. в см.	Общее число кол.	Вид проросших колоний	Кол. в см.	Общее число кол.	Вид проросших колоний	Кол. в см	Общее число кол.
гладк. бел. с четко очерч. краями средн. разм. кол.	65	85	мелкие кругл. бел. находятся под агаром	166	186	средн. разм. кол. бел. кругл. наход. под агаром по корн. ходам	185	200
молочного цвета крупн. гладк. кол.	20		крупные с желтым оттенком плотные на поверхности агара	20		на поверх. круп. с желт. оттенком колонии	15	
крупн. мутн. с гладк. краями кол.	31	89	колон. находящ. под агаром мелк. кругл. белые	215	250	мутн. крупн. не ясно очерч. распол. по ходу корня	14	42
мелк. плотн. бел. с гладкими краями колонии	58		на поверхн. агара колон. плот. кругл. желтые оттенки	35		плот. на поверх. агара средн. разм.	28	
крупные мутные почти сплошь застилают пластины	9	59	мутн. расплывающ. слились все вместе	S	S	кол. мутн. расплывающиеся	S	S
мол. цвета кол. черезч. плотные	50		крупные, плотные, круглые на поверхности агара	16		колонии крупн. белые на поверхн. га а	40	
мелк. едва заметн. мутн. кол.	33	44	колон. плотн. круглые с желт. оттен. по поверхн. агара	20	20	кругл. желтоват. на поверхн. агара	20	20
мол. цвет. крупн. с гладк. краями	11		—	—		—	—	
мелк. мут. кругл. с гладкими краями под агаром	137	142	мутн. не ясно очерч. крупн. колонии	9	9	колонии крупн. не ясно очерч. мут. по ходу корней	S	S
молочного цвета крупн. с гладкими краям. на поверхн.	5		—	—		—	—	
бел., мелк. гладк. небольш. кол.	46	51	мутн. распл. крупн. колонии	9	22	кругл. плотные круп. мутн. на поверхности агара	48	48
молочного цвета крупн. плотн. кол.	5		плотн. кругл. круп. с желт. оттенком	13		—	—	
очень мелк., бел., кругл. колонии	15	16	очень незнач. кол. белых, мелких, располож. по корневым ходам	28	28	белые, круглые колонии	39	39
крупн бел. плот. колония	1		—	—		—	—	
белые с гладк. краями кругл.	67	72	мутн. расплыв. колонии наход. внутри агара	8	9	мутные колонии расплывающ. идут по кори. ходам	S	S
крупн. колон. на поверхн. агара.	5		мутн. колонии расплывающ. на поверхн. агара	1		—	—	

В опытах с проращиванием бактерий испытывались следующие среды: сахароза, глюкоза, пептон, аспарагин, аспарагиновая кислота, яблочнокислый, янтарнокислый и лимоннокислый натр.

Для получения отпечатков поступали следующим образом: на дно кювет (ширина 10 см, высота 5 см и длина 20 см) закладывались чистые предметные стекла. Поверхность стекол засыпалась почвой, а затем производился загущенный посев соответствующей культуры. Десяти-двенадцатидневные растения давали хорошо развитую корневую систему, которая проходила по поверхности заложенных стекол. К этому моменту приурочивалось снятие опыта. Кювета переворачивалась кверху дном и из нее осторожно вытряхивались растения с почвой. Вместе с почвой извлекались и стекла, которые осторожно снимались и после подсушивания освобождались от приставших комочков земли. Одни из них брались для окрашивания, другие для прорастания бактерий.

Применение комбинированной методики позволило выявить характерные особенности в накоплении микроорганизмов в бактериоризе различных растений (табл. 1).

Индивидуальность различных растений по населенности бактериориз отображена в полученных результатах вполне четко. На первом месте по количеству развивающихся микроорганизмов на 1 см² стоят горчица и люпин, затем идут овес, горох и пшеница. Последние культуры имеют более или менее равномерное развитие бактерий по различным средам.

Необходимо отметить, что у гороха на корневой системе преобладают бактерии, развивающиеся на средах с сахарами, причем их больше на глюкозе, чем на сахарозе. На аспарагиновом и лимонном натре развитие идет слабее, число колоний колеблется в пределах 80 на 1 см². На яблочном и янтарнокислом натре отмечено единичное развивитие колоний.

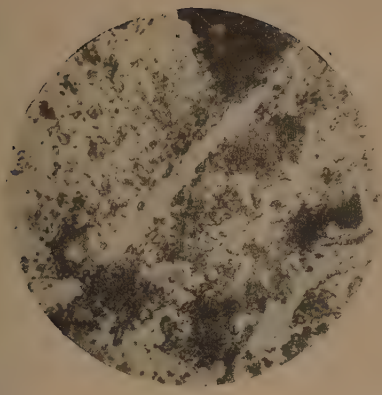
Горчица. Имеет резко повышенное микробное население, использующее пептон; развитие колоний не поддается счету и обозначено ∞. Большое количество бактерий прорастает на сахарах. На аспарагиновокислом и лимонном натре развитие почти полностью отсутствует. По кислотным средам наблюдается понижение развития бактерий. Оно колеблется в пределах 20 колоний на 1 см².

Бактериориза горчицы (фиг. 1) представляет собою вполне оригинальную картину. По корневым ходам идут скопления бактерий, среди них большое количество спороносных палочек. Палочки значительно короче, чем у бактериориз гороха и овса.

Люпин. Бактериориза люпина по развитию бактерий представляет исключительное явление. Наибольшее количество проросших колоний отмечено по средам: пептон, аспарангиновый натр и лимоннокислый натр. Колонии, развившиеся по этим средам, не поддаются учету. Значительное количество колоний развивается на сахарозе. По остальным средам глюкоза, аспарагин, яблочнокислый натр и янтарнокислый натр; количество колоний колеблется между 20 и 50.

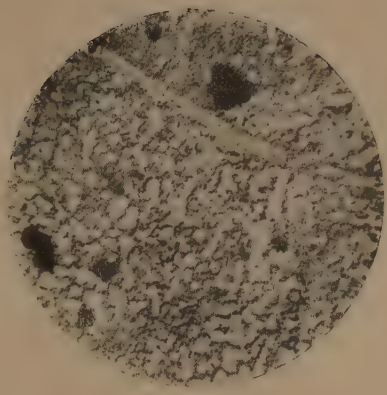
Из приведенных материалов видно, что исследованные культуры строго индивидуальны в смысле количественного выражения населенности бактериориз. Специфика бактериального населения также выявляется четко. Количественные различия в населенности бактериориз очень рельефно отображаются и на снимках.

Бактериориза люпина (фиг. 2) характеризуется богатой населенностью. По количеству бактерий она стоит на одном из первых мест рассмотренных выше растений. На фотографии ее население представ-



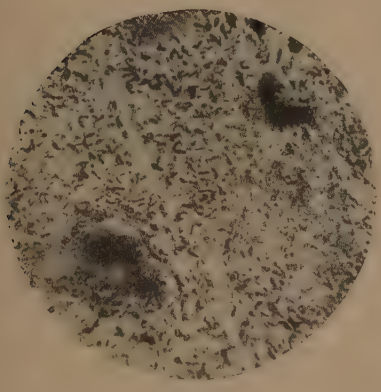
Фиг. 1

Скопление бактерий по корневым ходам горчицы



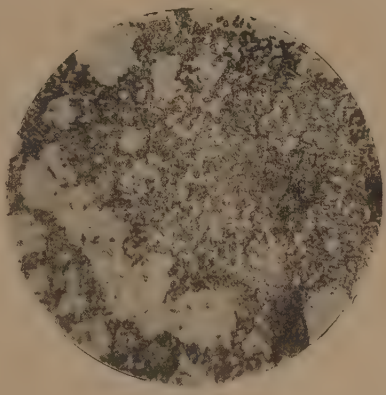
Фиг. 2

Скопление бактерий по корневым ходам люпина



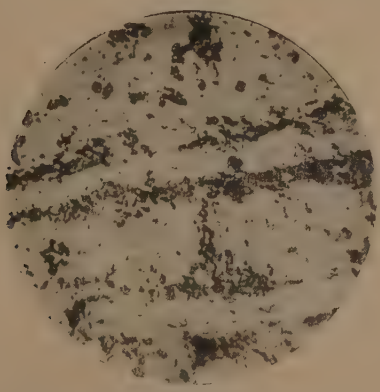
Фиг. 3

Скопление бактерий по корневым ходам овса



Фиг. 4

Скопление бактерий по корневым ходам гороха



Фиг. 5

Скопление бактерий по корневым ходам пшеницы

лено мелкой неспороносной палочкой. Бактерии располагаются вдоль корневых ходов равномерным слоем. Сами палочки значительно меньше, чем у гороха и овса.

Овес. Наибольшее количество микроорганизмов в бактериризе овса выявлено на сахарах и аспарагине. На этих средах проросло свыше 100 колоний на 1 см². По глюкозе это количество превосходит 300 колоний. По кислотным средам идет более или менее равномерное развитие в пределах 40 колоний на 1 см².

Фиг. 3 представляет снимок бактериоризы овса. Ее населенность в количественном отношении уступает бактериризе гороха. Если в первом случае наблюдалось полное отсутствие спор, то в бактериризе овса наличие спор выступает достаточно ясно. Вид бактерий, их расположение представляют совершенно иную картину.

Фиг. 4 представляет снимок бактериоризы гороха. Пользуясь методом Росси-Холодного, можно с фотографической точностью представить картину накопления микроорганизмов в бактериризе. На фиг. 4 видно, что вокруг корневых ходов располагается микроскопически чистая культура палочек в очень значительном количестве.

Пшеница дает некоторое увеличение колоний, проросших на аспарагиновокислом натре, по остальным группам население бактериоризы ниже, чем у двух предыдущих культур. Отмечено равномерное распределение бактериального населения по всем испробованным средам, за исключением янтарного натра. Оно колеблется в пределах от 50 до 80 колоний на 1 см².

Бактериориза пшеницы характеризуется не очень богатым населением. Невысокая населенность ее ясно отображена на фиг. 5. Бактерии располагаются строго по корневым ходам, не образуя больших скоплений. Среди палочек, обычно характерных для населения бактериориз, попадаются и кокки. Ее население характеризуется, как и в случае бактериоризы гороха, отсутствием спороносных форм.

Исходя из рассмотренных материалов, можно сделать следующее заключение.

Применение метода Росси-Холодного вполне возможно для изучения соотношений в бактериоризах. Он дает вполне отчетливые различия как в количестве бактериального населения, так и в морфологических особенностях, населяющих бактериоризы микроорганизмов.

Модификация этого метода Крючковой и Земецкой (Ziemiecka) дает возможность применить его к изучению физиологических групп бактерий, населяющих бактериоризы.

Применение этих двух способов дало возможность выявить основные группы бактериоризных микроорганизмов гороха, овса, пшеницы, горчицы и люпина и представить действительное расположение их в почве в связи с корневой системой.

В работе принимала самое активное участие М. Левянт, за что я приношу ей благодарность.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академия Наук СССР.

Поступило
17. XI. 1937.

A. A. ISAKOVA. EXPERIMENTAL APPLICATION OF ROSSI-KHOLODNY'S METHOD TO THE STUDY OF BACTERIOSIS IN VARIOUS PLANTS

SUMMARY

1) The use of Rossi-Kholodny's method for studying the correlations in various bacteriosis gave a wholly positive result.

2) Modification of this method by Kruitchkova permitted to dismember (divide) the bacteriosis and to make apparent the chief physiological groups of bacteria in various plants.

3) As wheat, oats, mustard, peas and lupine have in each separate case, their own special microbe population in the region of the root system having an individual quantitative and qualitative expression for each plant.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Деметер К. и Моссел Г. (Demeter K. und Mossel H.), О применении метода отпечатков Холодного при микробиологическом изучении почв, Реф. в Zentbl. f. Bak., Ab. II, 88, 385, 1933.

[2] Иенсен И. (Jensen H. J.), Сравнение метода Росси-Холодного и метода пластинок при изучении микрофлоры почвы, Proc. Linnean Soc. N. S. W., 3 — 4, 200 — 211, 1934.

[3] Хульпой Николя (Nikola Hulpoi), Demonstration von Mikroorganismen der Rhizosphäre vermitels der Aufwuchsplattenmethode nach Cholodny, Arch, f. Microbiologie, Bd. 7, H. 5, S. 579, 1936.

Холодный Н. Г. Über eine neue Methode zur Untersuchung der Bodenmikroflora, Arch. f. Microb., Bd. I, H. 4, 620, 1930.

Холодный Н. Г., Методы непосредственного наблюдения почвенной микрофлоры.

Земецка Я. (Jadwiga Ziemiecka), The Use of a modified Rossi-Cholodny Technic for Studying the Organisms that decompose certain organic compounds in soil, Zentbl. f. Bak., Ab. II, Bd. 191, № 16/21, 379—394, 1935.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

М. Х. ЧАЙЛАХЯН и Л. П. ЖДАНОВА

ЯРОВИЗАЦИЯ РАСТЕНИЙ И ИЗМЕНЕНИЯ ГОРМОНОВ РОСТА

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Физиологическая природа тех качественных изменений, которые происходят при яровизации тронувшихся в рост семян изучается с разных сторон.

Авторами настоящей статьи были предприняты опыты к выяснению роли гормонов роста — ауксинов в процессах яровизации семян. Производились наблюдения над изменениями в росте колеоптилей и первых листьев и определения концентрации ауксинов в яровизированных и неяровизированных семенах и отделенных зародышах.

Опыты показали, что в результате яровизации семян озимых и яровых злаков уменьшается количество ростовых гормонов — ауксинов, как в семенах, так и в зародышах. В связи с этим уменьшается рост колеоптилей, укорачивается пластинка первого листа и наступает их эпинастия. Изменения в концентрации ростовых гормонов и росте колеоптилей и проростков не определяют самого процесса яровизации, т. е. тех качественных изменений, которые вызывают в дальнейшем ускорение развития растений.

I. ВВЕДЕНИЕ

Исследования в области влияния факторов внешней среды на развитие яровых и озимых растений принесли за последнее время новые и интересные факты. Новым этапом в изучении этого вопроса явились исследования Лысенко ([1]), который установил основные закономерности в развитии яровых и озимых растений. Одним из результатов его исследований явилось доказательство того, что яровизация озимых растений возможна в результате воздействия пониженными температурами не только на проростки и взрослые растения, но и на тронувшиеся в рост семена. Наклюнувшиеся семена озимой пшеницы и находившиеся в течение 40—50 дней в условиях пониженной температуры (0—3°) и умеренной влажности, с одной стороны, и не получившие такой предварительной обработки, с другой — по внешним морфологическим признакам ничем не отличаются друг от друга, но физиологическая природа их глубоко различна. Это различие сказывается при посеве яровизированных и неяровизированных семян озимых пшениц весной, когда растения из яровизированных семян полностью проходят свой цикл развития, — колосятся, цветут и плодоносят, — а растения из неяровизированных семян остаются в фазе кущения в течение всего лета.

Стремление разгадать это различие в физиологической природе яровых и озимых растений явилось исходным пунктом многих работ, где изучались изменения химизма семян, подвергающихся яровизации.

В последнее время Холодный ([5,6]) высказал предположение, что в процессе яровизации семян происходят изменения в содержании ростовых гормонов, которые обусловливают ускорение развития растений. На основании своих опытов с зерновками злаков, в которых выяснилось, что зародыши поглощают ауксины из эндосперма ([4]), а также опытов Драбкина, согласно которым яровизируемый зародыш также поглощает ауксины из эндосперма, Холодный делает такой вывод: во время яровизации зародыш почти не растет, гормона потребляется очень мало, в результате чего увеличивается концентрация ростового гормона в клетках зародыша. Такое изменение в количестве ростового гормона в зародышах приводит к ускорению всего дальнейшего развития растения. Подтверждение этого взгляда автор видит в своих других опытах по обработке семян мязгой из эндосперма кукурузы, где было получено ускоренное развитие овса, а также в опытах с синтетическим препаратом ростового гормона — гетероауксина.

Идея Холодного нашла отражение в работе Серейского и Слудской ([3]), которые поставили опыт по определению ростового гормона в семенах озимой и яровой пшеницы, яровизированных различное число дней, и нашли, что по мере выдерживания семян при температуре 0—4° количество ростового гормона в семенах увеличивается.

У озимой пшеницы «Эритроспермум 917» содержание ростового гормона возрастало, достигая максимума между 21-м и 36-м днями яровизации. У яровой пшеницы «Новинка» максимум достигался уже на 6-й день, а с 20-го дня количество гормона уменьшалось, падая до нуля. Авторы приходят к выводу, что данные этого опыта еще не дают основания считать накопление ростовых гормонов решающим для процесса яровизации, но указывают на связь этих изменений с той «морфологической реакцией» всходов, которую они наблюдали раньше ([2]). У яровизированных проростков темпы роста первых листьев и их дифференциация проходят значительно быстрее, чем у неяровизированных. Этот факт авторы проверили на некоторых сортах пшеницы, предложив его в качестве метода диагностики яровизации.

В нашей предыдущей работе ([7]) было показано, что изменения в содержании ростовых гормонов в зеленых взрослых растениях не играют существенной роли при фотопериодической реакции растений и что ускорение развития растений идет независимо от изменения концентрации ростовых гормонов в меристематических тканях верхушки стебля. Изменение световых условий непосредственно влияет на содержание ростовых гормонов в растениях: их количество увеличивается вместе с увеличением длины дня.

Эти факты, а также некоторые ранее сделанные наблюдения над всходами из яровизированных и неяровизированных семян послужили исходным пунктом для изучения изменений в росте и содержании ростовых гормонов, происходящих в результате яровизации.

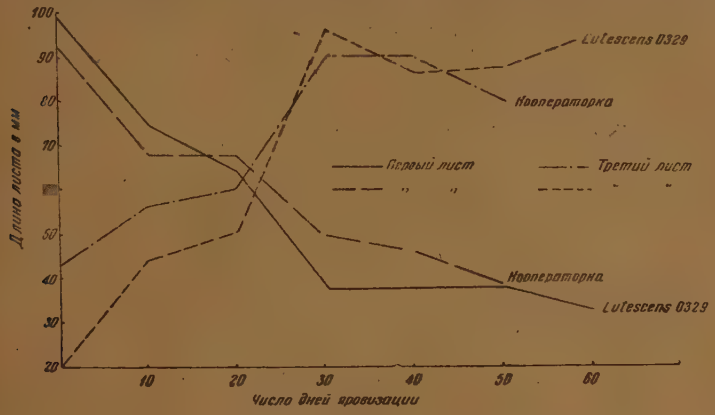
II. ИЗМЕНЕНИЯ В РОСТЕ КОЛЕОПТИЛЕЙ И ЛИСТЬЕВ В РЕЗУЛЬТАТЕ ЯРОВИЗАЦИИ СЕМЯН

1. Изменения в росте колеоптилей и листьев у озимых растений

Отпечаток, который накладывает на ростовые процессы яровизация семян, нам приходилось наблюдать при изучении влияния света и температуры на озимые растения пшеницы в 1935 году.

Изучение морфологии всходов пшеницы из яровизированных семян показало, что они постоянно отличаются от контрольных не только более ускоренной дифференциацией листьев, но и значительно менее развитым первым листком.

Опыты были поставлены с озимыми пшеницами «Кооператоркой» и «Lutescens 0329». Были взяты следующие сроки яровизации: 10, 20, 30, 40, 50 дней для «Кооператорки» и 10, 20, 30, 40, 50 и 60 дней для «Lutescens 0329». Порции семян замачивались в течение суток при температуре 15° (на 100 г воздушно-сухого веса семян бралось 31 г воды) и после того, как семена трогались в рост, они переносились в ледник с температурой 1—3°С. Замочка и обработка наклюнувшихся семян была начата у «Кооператорки» за 50 дней до посева и у «Lutescens 0329» за 60 дней. Через каждые 10 дней производилась замочка новой партии семян, так что к началу посева по каждому сорту пшеницы были семена всех указанных сро-



Фиг. 1

Длина листьев (первого и третьего) у всходов озимых пшениц «Кооператорка» и «Lutescens 0329» при яровизации семян

ков яровизации; неяровизированные семена были замочены накануне дня посева с тем, чтобы по состоянию зародыша подогнать их к яровизированным семенам. Посев всех семян был произведен 26/V 1935 г. в стеклянные сосуды в садовую почву, смешанную с песком. Всходы появились 29/V, а спустя 10 дней растеньица имели уже по 3 листа. По своему габитусу яровизированные растения отличались от неяровизированных тем, что у яровизированных первый лист был значительно короче и, кроме того, был отогнут вниз. С другой стороны, благодаря более ускоренной дифференциации листьев 3-й лист у яровизированных растений был значительно больше, чем у неяровизированных. Изменение длины 1-го и 3-го листьев пшеницы в результате яровизации показывает табл. 1 и диаграмма на фиг. 1. Влияние яровизации на ускорение развития растений показано по срокам в табл. 2. Ход кривых на фиг. 1 ясно показывает, что, чем дольше семена получали охлаждение в стадии наклюнувшегося в рост зародыша, тем больше укорачивался 1-й листок у появляющегося из этих семян растеньица. На задержку роста первых листков особенно сильно влияли первые сроки яровизации, а после 30—40 дней длина листка мало изменялась. Различие в длине 1-го листка было настолько определенно, что, не зная сроков яровизации, можно

было легко по этому признаку расставить вазоны с растеньицами соответственно срокам яровизации.

Таблица 1

Длина 1-го и 3-го листьев яровизированных и неяровизированных растений (в мм) (промер 7/VI 1935 г.)

Срок яровизации	«Кооператорка»		«Lutescens 0329»	
	1-й лист	3-й лист	1-й лист	3-й лист
Контроль	92	43	98	20
10 дней яровизации	68	56	74	44
20 » »	67	60	64	50
30 » »	49	90	38	96
40 » »	46	90	38	86
50 » »	39	80	38	88
60 » »	—	—	34	93

Таблица 2

Развитие озимых пшениц под влиянием яровизации (посев 26/V 1935 г.)

Срок яровизации	Колошение			
	«Кооператорка»		«Lutescens 0329»	
	дата	число дней от посева до колошения	дата	число дней от посева до колошения
Контроль	Не колосились		Не колосились	
10 дней яровизации	»	»	»	»
20 » »	»	»	»	»
30 » »	»	»	»	»
40 » »	19/VIII	85	31/VIII	97
50 » »	23/VII	58	3/VIII	69
60 » »	—	—	29/VII	64

Ход кривых величины 3-го листка представляет собой зеркальное отображение кривых для 1-го листка. Яровизированные растеньица быстрее образуют 2-е и 3-е листья, и эта более быстрая дифференциация их совпадает с прекращением роста у 1-го листка. Третий лист значительно длиннее у яровизированных растений. Это увеличение в росте 3-го листка также находится в связи со сроками яровизации: чем больше срок яровизации, тем больше рост 3-го листка, и так вплоть до 30 дней. После 30 дней яровизации длина 3-го листка остается примерно на одном уровне. Яровизация семян сильно влияет на положение 1-го листа относительно вертикальной оси всего растеньица. У яровизированных растеньиц наблюдается явление эпинастии: вследствие относительно медленного роста нижней стороны листовой пластинки весь листок отгибается вниз.

Такие факты, как сокращение длины 1-го листка и эпинастия листьев при яровизации, представляющие собой какие-то нарушения в нормальном росте растений, указывали на то, что такие же нарушения можно было ожидать и в образовании и распределении гор-

монов роста. Однако до прямых определений содержания ростовых гормонов в семенах зародыша были поставлены опыты по измерениям роста колеоптилей из семян, яровизированных различное время.

Были взяты два сорта озимых пшениц: «Кооператорка» и «Lutescens 0329». Семена яровизировались по обычной методике при температуре 2—3°С. В качестве контроля брались семена, намоченные за 1—2 суток и наклюнувшиеся до такого же состояния, как и яровизированные семена. Затем семена проращивались при комнатной температуре (15—20°) в полной темноте. Проращивание производилось двояким способом: в чашках Бухингера на стеклянных палочках и в ящиках во влажных опилках. Вначале производились измерения колеоптилей из семян, неяровизированных и яровизированных в течение 45—60 дней. Результаты этих измерений по опытам, проведенным в течение января, февраля и марта 1936 г., приводятся в табл. 3, где представлены средние арифметические по промерам колеоптилей. Количество колеоптилей, по которым выведены средние арифметические, в разных опытах было от 20 до 50 и лишь в одном опыте (от 9/II) было взято по 10 колеоптилей.

Таблица 3

Длина колеоптилей (в мм) из яровизированных и неяровизированных семян озимых пшениц. Опыты 1936 г. Возраст колеоптилей 5—10 дней

№ по пор.	Растение	Дата опыта (промеров)								
		28/I	5/II	9/II	22/II	22/II	25/II	25/II	5/III	7/III
1	«Кооператорка»									
	Контрольные . . .	55	32	—	—	45	—	—	49	69
	Яровизированные .	33	26	—	—	33	—	—	40	57
2	«Lutescens 0329»									
	Контрольные . . .	—	—	29	60	50	58	56	52	62
	Яровизированные .	—	—	25	47	36	47	36	46	56

Из этой таблицы видно, что во всех случаях колеоптили из яровизированных семян имели меньшую длину, чем колеоптили из неяровизированных семян. У яровизированных проростков 1-й лист быстрее пробивает верхушку, чем у неяровизированных.

Длина 1-го листка у яровизированных проростков по сравнению с листом неяровизированных была значительно меньше. На это указывают данные табл. 4.

Для выяснения того, как изменяется длина колеоптиля и 1-го листка при последовательно повышающихся сроках яровизации, были высеяны семена разных сроков яровизации и произведены определения высоты колеоптилей и первых листьев. Полученные данные приводятся в табл. 5.

У озимых пшениц «Кооператорки» и «Lutescens 0329» длина колеоптилей падает по мере увеличения числа дней яровизации. Исключение из этого составляют колеоптили «Lutescens 0329» 30-дневного срока яровизации, длина которых меньше, чем у колеоптилей на 40-й и 50-й день яровизации. Вместе с этим у «Lutescens 0329» падает и высота первых листьев (кроме первого срока).

Таблица 4

Длина 1-го листка (в мм) у яровизированных и неяровизированных проростков озимых пшениц

Опыты 1936 г.

№ по пор.	Растение	Дата промера	Возраст ростков	Число ростков	Высота	
					неяровизированных	яровизированных
1	«Кооператорка»	28/I	5 дней	30	67	40
2	«Lutescens 0329»	25/II	10 »	50	70	62

Таблица 5

Длина колеоптилей и 1-го листка (в мм) в связи с яровизацией семян озимых пшениц

№ по пор.	Растение	Дата посева	Дата промеров	Число дней яровизации						
				0	10	20	30	40	50	60
1	«Кооператорка»									
	Колеоптили	15/VI 1937 г.	20/VI 1937 г.	41	32	33	29	30	21	20
2	«Lutescens 0329»									
	Колеоптили	13/III 1936 г.	20/III 1936 г.	72	70	70	60	64	66	—
	Первый листок	—	—	102	111	99	103	86	86	—

Проведенные опыты позволяют сделать такой вывод: при яровизации семян озимых пшениц высота колеоптиля и 1-го листка уменьшается в тем большей степени, чем выше срок яровизации. У полностью яровизированных проростков высота колеоптиля и первого листка значительно меньше, чем у неяровизированных.

2. Изменения в росте колеоптилей и листьев у озимых и яровых растений

На основе проведенных определений нельзя судить о том, насколько эти изменения в росте колеоптилей и листьев связаны с теми внутренними качественными изменениями, которые обусловливают способность озимых растений колоситься и плодоносить. Не происходят ли изменения в росте под влиянием условий яровизации, т. е. пониженной температуры, непосредственно и независимо от тех изменений, которые происходят в зародышах и приводят к ускорению развития растений?

Ответ на этот вопрос могли бы дать сравнительные опыты с яровыми и озимыми растениями.

У некоторых яровых пшениц выдерживание семян в тех же условиях, в которых происходит яровизация озимых, не вызывает сколько-нибудь заметного ускорения в темпах их развития.

С целью проверить, как отражается яровизация семян яровых пшениц на изменении в росте колеоптилей и первых листьев, были поставлены опыты с овсом и пшеницей. Для сравнения взяты полуозимый овес *Avena byzantina* и яровой овес[1], озимая пшеница «Кооператорка» и яровая пшеница «Erythrospermum 0341». Семена яровизировались при температуре 3°; у овса отдельные порции семян замачивались через каждые 5 дней, у пшеницы через каждые 10 дней.

Семена овса и пшеницы, яровизированные в различные сроки и неяровизированные (намачивались в течение суток), были высеяны в почву в глиняные вазоны и содержались в теплице на естественном дне.

Промеры 1-го листка у проростков были произведены у овса в возрасте 25 дней, у пшеницы — 9 и 11 дней.

Результаты промеров приводятся в табл. 6.

Таблица 6

Длина 1-го листка (в см) у проростков овса и пшеницы в связи с яровизацией семян

№ по пр.	Растение	Число дней от всходов до промера	Число дней яровизации								
			0	5	10	15	20	25	30	35	40
1	Полуозимый овес *Avena byzantina* . .	25	10±0.48	10±0.28	10±1.00	10±0.47	8±0.34	6±0.56	5±0.31	5±0.23	5±0.36
2	Яровой овес Шатиловской опытной станции 776 . .	25	11±0.27	10±0.28	10±0.47	9±0.31	8±0.29	8±0.42	7±0.37	5±0.33	3±0.34
			0	10	20	30	40	50	60		
3	Озимая пшеница «Кооператорка» (*v. erythrospermum*) . .	9	7±0.26	5±0.31	6±0.26	5±0.41	4±0.20	3±0.19	2±0.34	—	—
4	Яровая пшеница «Erythrospermum 0341»	11	12±0.27	10±0.23	10±0.30	8±0.29	8±0.35	7±0.45	6±0.37	—	—

Эта таблица показывает, что по мере увеличения сроков яровизации длина 1-го листка у ярового овса уменьшается в том же направлении, как у полуозимого овса; у полуозимого она постепенно падает от 10 до 5 см, у ярового овса от 11 до 3 см.

В случае пшеницы имеем у озимой пшеницы уменьшение от 7 до 2 см и у яровой от 12 до 6 см.

Данные по развитию растений приведены в табл. 7.

Как видно из этой таблицы, яровизация семян вызвала ускорение в развитии полуозимого овса, тогда как у ярового овса колошение прошло одновременно у контрольного и яровизированных вариантов. У озимой пшеницы стеблевание наступило, начиная с 40 дней яровизации, а остальные растения остались в фазе кущения. У яровой пшеницы, яровизированной в условиях яровизации озимых пшениц, стеблевание контрольных растений и растений различных сроков яровизации прошло одновременно.

Сопоставляя данные табл. 6 и 7, мы видим, что характерное уменьшение длины 1-го листка у яровизированных растений свойственно и яровым и озимым формам, а изменения в развитии, вы-

[1] Получен с Шатиловской опытной станции за № 776.

Таблица 7

Развитие яровых и озимых растений овса и пшеницы в связи с их яровизацией

№ по пор.	Растение	Время посева	Число дней от посева до	Число дней яровизации								
				0	5	10	15	20	25	30	35	40
1	Полуозимый овес *Avena byzantina*	2/IV	колошения	78	69	62	60	57	57	57	55	54
2	Яровой овес Шатиловск йопытной станции 716	17/IV	»	55	54	54	54	54	54	54	54	53
				0	10	20	30	40	50	60		
3	Озимая пшеница «Кооператорка»	5/VI	выхода в трубку	—	—	—	—	88	38	35	—	—
4	Яровая пшеница «Erythrospermum 0341» . .	»	то же	39	40	40	40	—	39	38	—	—

зываемые яровизацией, резко различны. Это указывает на то, что самый процесс яровизации, т. е. те качественные изменения, которые приводят к ускорению развития, не связаны с теми изменениями, которые вызывают чисто ростовое явление—уменьшение пластинки листа.

Подобные факты были получены и в отношении длины колеоптилей яровой и озимой пшениц. Были взяты семена озимой пшеницы «Lutescens 0329» и яровой пшеницы «Erythrospermum 0341». Семена были посеяны во влажные опилки в темноте 25/XI 1937 г., а 2/XII

Таблица 8

Длина колеоптилей и проростков яровой и озимой пшениц в связи с яровизацией

№ по пор.	Растение	Высота (в мм)	Число дней яровизации						
			0	10	20	30	40	50	60
1	Озимая пшеница «Lutescens 0329»	колеоптилей	49±1.19	40±1.65	25±1.51	35±0.82	18±1.70	18±1.68	18±1.42
		проростков до верхушки 1-го листка	147±1.41	128±1.81	115±1.10	114±1.24	90±2.05	98±2.07	88±3.13
			0	10	20	40	50	60	—
2	Яровая пшеница «Erythrospermum 0341»	колеоптилей	59±1.22	53±1.78	48±1.12	52±1.66	44±1.79	36±1.25	—
		проростков до верхушки 1-го листка	176±1.50	154±2.20	162±1.80	164±1.38	145±2.84	115±2.60	—

были произведены промеры колеоптилей и проростков до верхушки 1-го листка.

Результаты этих промеров приведены в табл. 8.

И у яровой и у озимой пшениц длина колеоптилей уменьшается вместе с увеличением сроков яровизации. На фиг. 2 и 3 показаны колеоптили яровой и озимой пшениц. На фиг. 2 слева — колеоптили из неяровизированных семян озимой пшеницы «Lutescens 0329», справа—из яровизированных в течение 60 дней. На фиг. 3 слева — колеоптили из неяровизированных семян яровой пшеницы «Erythrospermum 0341», справа — из яровизированных в течение 60 дней.

Фиг. 2

Колеоптили яровой пшеницы «Lutescens 0329». Слева из неяровизированных семян, справа—из семян, яровизированных в течение 60 дней (фото 2).XI.1937)

Кроме колеоптилей были сфотографированы и проростки в день, когда были произведены их измерения (2/XII). На фиг. 4 показаны проростки озимой пшеницы «Lutescens 0329»; слева в чашке — проростки из неяровизированных семян, дальше — проростки из семян, яровизировавшихся различное количество дней. Таково же расположение проростков у яровой пшеницы «Erythrospermum 0341» (фиг. 5).

Проведенные опыты с озимыми и яровыми растениями показывают, что у яровых растений при яровизации семян высота колеоптиля и 1-го листка уменьшается в том же направлении, как и у озимых растений.

Фиг. 3

Колеоптили яровой пшеницы «Erythrospermum 0341». Слева—из неяровизированных семян, справа—из семян, яровизированных в течение 60 дней (фото 2).XI.1937)

Имея в виду, что на развитие озимых растений яровизация оказала сильное действие, а у взятых в опыты яровых форм, яровизированных по методике озимых, такого ускорения не было, можно полагать, что обнаруженные ростовые изменения — уменьшение роста колеоптилей и первых листков — не связаны с процессами, ускоряющими развитие растений, а вызываются непосредственно влиянием условий, при которых происходит яровизация семян (пониженная температура и ограниченная влажность).

Фиг. 4

Влияние яровизации семян на высоту проростков озимой пшеницы «Lutescens 0329». Слева направо—контрольные (0) и яровизированные 10, 20, 30, 40, 50 и 60 дней (фото 2.XII.1937)

Фиг. 5

Влияние яровизации семян на высоту проростков яровой пшеницы «Erythrospermum 0341». Слева направо—контрольные (0) и яровизированные 10, 20, 30, 40, 50 и 60 дней (фото 2.XII.1937)

III. ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ ГОРМОНОВ РОСТА ПРИ ЯРОВИЗАЦИИ СЕМЯН

Рост колеоптилей зависит от ростового гормона, который вначале поглощается зародышем из эндосперма, а позднее продуцируется непосредственно в верхушках колеоптилей. Если принять, что яровизация семян зависит от изменений в содержании гормонов роста, то эти изменения прежде всего должны были происходить в эндосперме и зародышах семян.

Те резкие изменения в росте колеоптилей, которые происходят в результате яровизации, могли зависеть от изменения содержания ростовых гормонов в семенах.

С целью выяснить характер этих изменений нами были поставлены опыты по определениям ростового гормона в яровизированных и неяровизированных семенах. В качестве объектов взяты полуозимый овес *Avena byzantina*, яровой овес 776 Шатиловской опытной станции, озимые пшеницы «Кооператорка» и «Lutescens 0329» и яровая пшеница «Erythrospermum 0341». Семена яровизировались по обычной методике при температуре 3°.

Для определения ростового гормона семена (30 штук) расщеплялись на две половинки и погружались в водный раствор 96%-ного этилового спирта (5 см³ спирта и 5 см³ воды), как это делал Холодный при определении ростового гормона в зерновках овса и других растений.

Так как яровизированные семена немного прорастали, то разрез делил попадам не только зерновку, но и зародыш. Экстрагирова-

ние ростового гормона из разрезанных половинок продолжалось в течение суток, после чего растворы сливались в небольшие фарфоровые чашки и выпаривались на водяной бане до 1 см³; затем добавлялся 1 см³ 12%-ного раствора желатины. На декапитированный колеоптиль с одной стороны наносилась капля такого раствора желатины и по изгибу колеоптиля в противоположную сторону устанавливалось количество ростового гормона в семенах, экстрагированного в спирт и воду. Декапитированные колеоптили с каплей желатины на них помещались во влажную атмосферу на 3 часа.

В части опытов семена вместе с зародышем растирались в ступке и затем добавлялась смесь из спирта и воды. В большей части опытов с отделенными зародышами экстрагирование ростового гормона производилось при помощи хлороформа по методу Тимана. Семена, служившие в качестве контроля, замачивались до опыта и проращивались в течение 1—2 суток до такого состояния, в каком находились яровизированные семена.

Результаты опытов с овсом и пшеницей приведены в табл. 9 и 10.

Таблица 9

Влияние яровизации на содержание ростового гормона в семенах овса

Растение	Дата опыта	Число дней яровизации семян								
		0	5	10	15	20	25	30	35	40
Полуозимый овес										
Avena byzantina	2/IV	25±0.13	10±0.74	16±3.13	15±1.42	11±0.74	19±1.81	14±1.27	15±1.45	13±1.20
» »	23/III	20±0.73	—	—	—	—	—	9±0.81	—	—
Яровой овес	2/III	31±0.37	12±1.35	16±1.16	21±2.84	—	—	—	—	—
» »	2/IV	25±1.84	20±2.08	19±0.81	20±1.58	19±1.41	19±1.88	13±2.04	12±1.07	15±0.6

Таблица 10

Влияние яровизации на содержание ростового гормона в семенах пшеницы

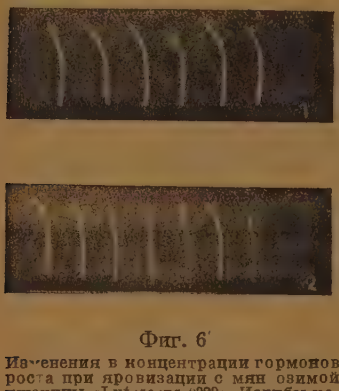
Растение	Дата опыта	Число дней яровизации семян						
		0	10	20	30	40	50	60
Озимая пшеница								
«Кооператорка»	5/VI	19±1.24	14±0.68	11±1.60	8±1.04	10±1.22	9±1.20	7±0.95
»	15/VI	15±1.39	—	—	11±1.19	10±0.68	11±1.98	10±1.26
Озимая пшеница								
«Lutescens 032»	27/VI	18±1.41	15±1.30	9±0.74	13±1.21	13±1.24	11±1.41	15±4.12
»	3/XII	17±1.16	17±2.58	8±4.47	11±1.45	10±2.10	—	10±2.38
»	23/XII	32±2.59	—	—	—	—	—	21±2.48
Яровая пшеница								
«Erythrospermum 0341»	19/VI	14±1.60	13±2.58	13±2.23	11±1.24	—	9±1.03	9±1.22
»	2/VII	15±1.09	13±1.31	11±0.50	11±1.00	8±0.83	—	9±1.61
»	3/I 1938	19±1.28	—	—	—	—	—	10±0.91

Цифры, помещенные в таблицах, представляют собой средние арифметические из 8—10 определений угла изгиба колеоптилей, в градусах.

Данные обеих таблиц показывают, что, как правило, в семенах, неяровизированных и, следовательно, не подвергавшихся влиянию

пониженных температур, ростового гормона больше, чем в семенах яровизированных. Это в одинаковой мере относится как к озимым, так и к яровым формам.

По мере удлинения срока яровизации количество ростового гормона падает и у озимых и у яровых форм. Эта общая закономерность по отдельным вариантам опытов дает отклонения, но эти отклонения не нарушают общей тенденции в падении количества ростового гормона по мере яровизации семян. Ни в одном опыте как с яровыми, так и с озимыми растениями не было найдено для яровизированных семян более высокого содержания ростовых гормонов, чем у контроля.



Фиг. 6

Изменения в концентрации гормонов роста при яровизации семян озимой пшеницы «Lutescens 0329». Изгибы колеоптилей овса под влиянием односторонне го снабжения их ростовым гормоном, экстрагированным из семян пшеницы, неяровизированных (вверху) и яровизированных в течение 60 дней (внизу). Опыт от 25.XII. 1937 г. (Фото 26.XII.1937)

Фиг. 7

Изменения в концентрации гормонов роста при яровизации семян яровой пшеницы «Erythrospermum 0341». Изгибы колеоптилей овса под влиянием односторонне го снабжения их ростовым гормоном, экстрагированным из семян пшеницы, неяровизированных, (вверху) и яровизированных в течение 50 дней (внизу). Опыт от 3.I.1938 г. (Фото 3.I.1938)

Цифры табл. 9 и 10 и фиг. 6 и 7 характеризуют количество ростового гормона, содержащегося и в эндосперме и в зародышах. Определения, произведенные только для отделенных зародышей, показали такую же тенденцию к уменьшению содержания ростового гормона, как и для целиком взятых яровизированных семян (табл. 11).

Таблица 11

Влияние яровизации на содержание ростового гормона в зародышах пшеницы

Растение	Дата опыта	Число дней яровизации семян						
		0	10	20	30	40	50	60
Озимая пшеница								
«Lutescens 0329»	22/VI	15±1.55	—	8±1.39	—	—	12±1.49	11±2.50
»	27/VI	7±0.95	—	3±1.05	—	—	—	3±1.15
»	8/VII	9±0.94	7±0.91	11±1.04	12±1.80	—	—	11±1.00
»	14/VII	14±1.49	19±3.32	11±1.2	12±1.33	—	—	12±0.2
»	15/XII	17±2.81	16±1.41	16±2.33	7±2.70	6±3.26	6±2.36	7±2.20
Яровая пшеница								
«Erythrospermum 0341»	1/VIII	9±1.08	5±0.39	—	6±0.55	7±1.07	—	7±1.05

Таким образом тот факт, что колеоптили яровизированных семян имеют меньшую высоту, чем колеоптили неяровизированных семян,

Фиг. 8

Развитие полуозимого овса Avena byzantina под влиянием яровизации семян. Слева направо — контрольные растения (0) и растения из семян, яровизированных 5, 10, 15, 20 и 30 дней (фото 10. VI. 1937)

может быть объяснен меньшим содержанием ростовых гормонов — ауксинов в яровизированных семенах.

Фиг. 9

Развитие ярового овса под влиянием яровизации семян. Слева направо — контрольные растения (0) и растения из семян, яровизированных 5, 10, 15, 20 и 30 дней (фото 10. VI. 1937)

Этим же объясняется и то изменение в росте 1-го листка яровизированных растений, которое выявляется в сильном укорочении его пластинки и в элинастии.

С другой стороны, сопоставление изменений ростовых гормонов и изменений в развитии растений, возникающих в результате яровизации, показывает, что эти изменения не сопряжены друг с другом. И у озимых и у яровых форм в результате яровизации количество ростового гормона уменьшается по мере удлинения срока яровизации. В результате яровизации развитие озимых форм значительно ускоряется, а у взятых в опыт яровых растений не изменяется. Для примера можно взять овес. По данным табл. 9 количество ростового гормона в неяровизированных семенах полуозимого и ярового овса 25, далее, у полуозимого оно падает до 10, 16, 15, 11, 19 и 14, у ярового падает до 20, 19, 20, 19, 19 и 13. Развитие полуозимого овса в связи с яровизацией показано на фиг. 8, где слева у контрольного варианта растения — в фазе стеблевания, у получившего 5-дневную яровизацию — в фазе начала колошения, при 10 днях и больше — в фазе колошения; яровизация дала эффект в ускорении развития. На фиг. 9 показано развитие растений ярового овса. И яровизированные при 3° С и неяровизированные растения приступили к колошению одновременно (табл. 7).

Такое сопоставление показывает, что изменения в ростовых гормонах не определяют тех процессов, которые вызывают ускорение развития растений.

Подытоживая полученные данные по определениям ростового гормона, можно сказать, что при яровизации семян яровых и озимых растений в условиях пониженной температуры и ограниченной влажности в них происходит уменьшение количества ростового гормона — ауксина. Эти изменения в содержании ростовых гормонов не определяют самого процесса яровизации — ускорения развития растений.

IV. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные нами наблюдения и определения не подтверждают предположения Холодного о том, что при яровизации семян происходит увеличение концентрации ауксинов в зародышах, что в свою очередь вызывает ускорение развития растений. Концентрация ауксинов в зародышах уменьшается или остается примерно на одном уровне, причем это изменение не влияет на самый процесс последующего ускорения развития растений.

Увеличение запаса ауксинов в яровизуемых семенах, на что указывают Серейский и Слудская, нашими определениями не установлено. Подтверждение своих данных по определению ростового гормона Серейский и Слудская видят в связи их с «морфологической реакцией», ускорением дифференцировки первых листьев у яровизированных всходов. Ускорение темпов развития первых листьев действительно происходит в результате яровизации, но оно не идет параллельно увеличению запаса ростовых гормонов, как это следует из наших определений. Кроме того, вряд ли можно объяснить ускорение дифференцировки листьев деятельностью ауксинов, влияющих на рост клеток. По опытам Лайбаха и Маи ([8]) гетероауксин, искусственно введенный в растения *Solanum lycopersicum* и *Coleus thyrsoideus* путем смазывания еще нераскрытых пазушных почек, вызывал упрощение пластинки листа, срастание листьев, за-

мыкание точки роста в тканях листового черешка, образование асцидий (воронкообразных листьев), но ни в одном случае не было получено ускорения дифференцировки листьев.

Связь морфологической реакции яровизированных всходов с изменениями в содержании гормонов роста можно видеть скорее в том, что снижение количества ростовых гормонов в семенах находится в соответствии с уменьшением роста колеоптилей, пластинки 1-го листка и его эпинастии.

Основные выводы, которые можно сделать на основании настоящей работы, таковы:

1) В результате яровизации семян (воздействия пониженными температурами и ограниченной влажностью) у озимых и яровых злаков уменьшается количество ростовых гормонов — ауксинов, как в семенах, так и в отделенных зародышах. В связи с этим уменьшается рост колеоптилей, укорачивается пластинка 1-го листка и наступает их эпинастия.

2) Эти изменения в концентрации ростовых гормонов, в росте колеоптилей и проростков не определяют самого процесса яровизации, т. е. тех качественных изменений, которые вызывают в дальнейшем ускорение развития растений.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева.
Академия Наук СССР.
Москва

Поступило
4. I. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Лысенко Т. Д., Теоретические основы яровизации, Сельхозгиз, стр. 1—151, 1935.
[2] Серейский А. и Слудская М., Показатели яровизованности посевного материала, «Семеноводство», № 5, стр. 27—30, 1934.
[3] Серейский А. и Слудская М., Ускорение развития всходов и накопление бластанина в эндосперме при яровизации яровых и озимых пшениц, Доклады Академии Наук СССР, № 1—2, стр. 55—58, 1937.
[4] Холодный Н. Г., К вопросу о роли гормонов при прорастании семени, «Советская ботаника», № 2, стр. 19—38, 1935.
[5] Холодный Н. Г., К физиологии прорастания семени, «Природа», № 4, стр. 25—33, 1935.
[6] Холодный Н. Г., Гормонизация растений, «Природа», № 2, стр. 36—47, 1937.
[7] Чайлахян М. Х. и Жданова Л. П., Влияние продолжительности дневного освещения на образование ростового гормона в растениях, Труды Института физиологии растений, т. II, вып. 2, стр. 107—124, 1938.
[8] Laibach F. und Mai G., Über die künstliche Erzeugung von Bildungsabweichungen bei Pflanzen, Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. 134, H. 1, S. 200—206, 1936.

M. CH. ČAJLACHJAN and L. P. ŽDANOVA. VERNALIZATION OF PLANTS AND THE ALTERATION OF GROWTH HORMONES

SUMMARY

Lysenko's studies have proved that fall plants may be vernalized by exercising the influence of lowered temperatures not only on adult green plants (seedlings), but also on the seeds having started growing. The study of the physiological nature of plant vernalization has been undertaken by a number of investigators. Cholodny recently emitted the opinion that in the process of vernalization there occurs in the germs an accumulation of the hormones of growth auxines; as a result of this, the

subsequent development of the plants is considerably accelerated. This assumption has found a partial experimental grounding in the work of Sereiski and Sludskaya.

In order to solve the question about the connection of vernalization with the alteration in the hormones of growth, — morphological observations on seedlings and direct determinations of auxines vernalized and not vernalized seeds were carried out. Experiments were started with the fall wheats «Lutescens 0329», «Kooperatorka», with the semi-fall oats *Avena byzantina*, with the spring wheat «Erythrospermum 0341», and with the oats 776 (of Shatilov's Experimental Station). These experiments allowed to draw the following conclusions:

1. As a result of seed vernalization (influence of low temperatures and of limited moisture) the amount of growth hormones decreases in the fall and in the spring gramineous, both in the seed, as well as in the separate germs. In connection with this, the growth of coleoptiles decreases, shortens the blade of first leaf and epinasthia sets in.

2. These alterations in the concentration of the growth hormones, and of the growth of coleoptiles and of shoots do not determine the process of vernalization, i. e., of those qualitative alterations which call forth in the future an acceleration of plant development.

Оглавление

Стр.

Речь товарища Сталина на приеме в Кремле работников высшей школы 17 мая 1938. 263

БИОХИМИЯ

А. Смирнов, Э. Стром, С. Кузнецов. Вариации в углеводном и азотном обмене у высших растений в зависимости от фосфатов . . . 265

А. И. Смирнов и Т. Дарканбаев. Влияние фосфатов на активность амилазы гороха 299

Н. М. Сисакян. Влияние форм азота и дозировок фосфора на образование углеводов и азотистых соединений в сахарной свекле . . . 309

Н. М. Сисакян. Влияние периодов фосфатного питания на сахаронакопление у сахарной свеклы . . . 321

А. П. Щербаков. Влияние калия на углеводный обмен в отсутствие фотосинтеза 329

А. П. Щербаков. Влияние калия на углеводный обмен у гороха в условиях естественного освещения 355

С. А. Каспарова. О роли некоторых элементов минерального питания в определении устойчивости цикория при хранении 381

ГЕНЕТИКА

С. Я. Краевой. О некоторых закономерностях, наблюдаемых при скрещивании растений 399

Р. А. Мазинг. О методике изучения наследования количественных признаков (у самоопылителей) . . . 427

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Т. Т. Демиденко и Г. Р. Мартынова. Физиологическое обоснование частоты и глубины рыхления сахарной свеклы 455

М. М. Мазаева. Чувствительность к хлоридам и кальциефобность растений 477

А. А. Исакова. О значении бактериальных комплексных удобрений и подкормок ими для развития пшеницы и сахарной свеклы. . . 489

А. А. Исакова. Опыт применения метода Росси-Холодного к изучению бактериоза у различных растений 517

М. Х. Чайлахян и Л. П. Жданова. Яровизация растений и изменения гормонов роста 523

Sommaire

Pages

Speech of Comrade Stalin at the Reception of the Workers of Higher Schools in Kremlin the 17-th of may 1938. 263

BIOCHIMIE

A. Smirnov, E. Strom a. S. Kuznetzov. Variations of Carbohydrate and Nitrogen Metabolism in Higher Plants in Relation to Phosphates . 296

A. Smirnov and T. Darkanbayev. The Effect of Phosphates on the Activity of Amylase in Peas 308

N. Syssakyan. The Influence of Periods of Phosphate Nutrition on Sugar Storage in the Sugar Beet . 319

N. Syssakyan. The Effect of the Forms of Nutritional Nitrogen and of Phosphorus Supply to the Formation of Carbohydrates and Nitrogenous Compounds in the Sugar Beet . . 326

A. P. Scherbakov. The Effect of Potassium on Carbohydrate Metabolism in the Absence of Photosynthesis 353

A. P. Scherbakov. The Effect of Potassium on Carbohydrate Metabolism in Peas Under Conditions of Normal Lighting 379

S. A. Kasparova. On the Rôle of Certain Elements of Mineral Nutrition on Determining the Preservation Capacity of Chicory in Storage . . . 397

GENETIQUE

S. J. Krajevoj Some Regularities Observed in Plant Hybridization . . . 426

R. A. Masing. Methods of Studying the Inheritance of Quantitative Characters 447

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

T. T. Demidenko and G. R. Martinova. Physiological Grounding of the Frequency and Depth of Mellowing the Soil to Sugar Beets 475

M. M. Mazaeva. Sensitiveness to Chlorides and Calciumphobia of Plants . 487

A. A. Isakova. Importance of Bacterial Complex Fertilizers and of Feeding the Plants with the Latter for the Development of Wheat and of Sugar-Beets 514

A. A Isakova. Experimental Applications of Rossi-Kholodny's Method to the Study of Bacteriosis in Various Plants 522

M. Ch. Cajlahjan and L. Zhdanova. On Vernalization of Plants and the Alteration of Growth Hormones . . 537

Технический редактор **В. С. Григорьев**

Сдано в набор 28/III 1938 г. Подпис. к печати 1/VII 1938 г. Форм. бумаги 70×108 см. 17½ печ. л. + 1 вклейка 56000 зн. в п. л. 24 уч.-ав. АНИ № 835 Зак. 398. Тираж 3 250 экз. Упол.Главлита РСФСР № Б—46259

18-я тип. треста «Полиграфкнига», Москва. Шубинский пер., 10.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ:

Академику Н. В. Насонову к восьмидесятилетию со дня рождения и шестидесятилетию научной деятельности. 1937. 672 стр. + 14 вкл. Ц. в пер. 35 р.

Труды Лаборатории эволюционной морфологии. Том I, вып. 1. А. Н. Дружинин. Общее в строении конечностей *Dipnoi* и *Quadrupeda*. 1933. 68 стр. Ц. 3 р.

— **Том I, вып. 2.** С. Г. Крыжановский. Органы дыхания личинок рыб (*Teleostomie*) и псевдобранхия. 1933. 104 стр. 27 фиг. Ц. 6 р. 50 к.

— **Том II, вып. 1.** 1934, 108 стр. 56 рис. Ц. 3 р. 50 к.

Среди статей: В. В. Васнецов. К эволюции окраски костистых рыб. А. А. Машковцев. Морфологическое и филогенетическое отношение мезонефроса к пронефросу.

— **Том II, вып. 2.** 1934 г. 140 стр. Ц. 3 р.

Среди статей: С. Н. Боголюбский. К вопросу о типах хвостов овец и их развитии. С. Н. Боголюбский. Доместикационные изменения грудного аппарата баранов.

— **Том II, вып. 3.** 1935. Ц. 3 р. 50 к.

Содержание: А. А. Машковцев. Влияние горного климата на млекопитающих. А. А. Машковцев. Роль функций при развитии органов позвоночных животных. В. В. Васнецов. К морфологии жирового плавника костистых рыб.

Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Монография пресноводных и наземных *Cyanophyceae*, обнаруженных в пределах СССР. 1936. 679 стр. с 91 рис. Ц. в пер. 30 р.

Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Монография пресноводных и наземных *Cyanophyceae*, обнаруженных в пределах СССР. Специальная (систематическая) часть, составленная А. А. Еленкиным при участии М. М. Голлербаха, Е. К. Косинской и В. И. Полянского. Вып. I. 1938. 984 стр. Ц. в пер. 45 р.

Смирнова В. М. Тканевые культуры. Руководство к постановке опытов по культивированию тканей животных вне организма (Серия научно—справочная). 1933. 40 стр. Ц. 1 р. 25 к.

Судиловская А. М. Сравнительно-анатомическое изучение мускулатуры и иннервации тазовой области и задних конечностей *Ratitae*. 1934. 84 стр. 9 фиг. Ц. 1 р.

Труды Института генетики. № 11. 1937. 178 стр. Ц. 12 р.

Содержание: Д. Костов. Исследование полиплоидных растений. XIV. Поведение генома *Haynaldia* в трехродовом тройном гибриде *Triticum dicoccum* × *Haynaldia villosa* × *Secale cereole*. XV. Гибриды *Triticum Haynaldia* и амфидиплоиды *Triticum dicoccum Haynaldia villosa*. Д. Костов. Поведение хромосом у гибрида *Triticum* и родственных родов. И. А. Костюченко и Т. Я. Зарубайло. О возможности прохождения стадии яровизации в созревающих семенах на растении, и др.

Труды Гидробиологической экспедиции Зоологического института Академии Наук СССР в 1934 г. на Японское море. Вып. I. Под общей редакцией акад. С. А. Зернова. 1938. VIII. + 536 стр. 2 вклейки. Ц. в пер. 30 р.

Труды Физиологической лаборатории акад. И. П. Павлова. Том VII. Под редакцией акад. Л. А. Орбели и проф. Н. А. Подкопаева. 1937. 808 стр. Ц. 35 р.

15

Цена 12 руб.